www.unal.edu.co/icn/publicaciones/caldasia.htm Caldasia 30(1):49-94. 2008

MONOGRAFÍA DE *FRULLANIA* SUBGÉNERO *METEORIOPSIS* (FRULLANIACEAE, MARCHANTIOPHYTA)

Monograph of *Frullania* subgenus *Meteoriopsis* (Frullaniaceae, Marchantiophyta)

Jaime Uribe Meléndez
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá D. C., Colombia. juribem@unal.edu.co

RESUMEN

El subgénero *Meteoriopsis* incluye plantas muy delgadas, en su mayoría de hábito péndulo, que crecen al interior de los bosques andinos. La delimitación del subgénero ha sido muy confusa debido al valor que se ha dado al hábito más que a los caracteres morfológicos que lo definen: Hojas con dos aurículas en la base y convolutas alrededor del tallo. Ha sido tratado como subgénero independiente (Spruce, 1884; Stephani, 1911; Verdoorn, 1930; Stotler, 1969; Hattori, 1977), como sección del subgénero *Thyopsiella* (Hattori, 1972; 1974) o incluso como un "grupo" dentro de éste último subgénero (Vanden Berghen, 1976). Se presenta el tratamiento monográfico de *Frullania* subgénero *Meteoriopsis*, se reconocen 7 especies, incluyendo dos recientemente descritas (Uribe, 2004c, 2006); se circunscribe su distribución al neotrópico; todas las especies descritas del paleotrópico son transferidas a otros subgéneros. Se provee una clave taxonómica para la identificación de las especies. Cada especie es descrita, ilustrada y se presentan mapas de distribución. Se discute la posición del subgénero *Meteoriopsis* dentro del género *Frullania*, mediante un análisis filogenético basado en caracteres morfológicos. Se concluye que el subgénero *Meteoriopsis* es monofilético y grupo hermano del subgénero *Thyopsiella*. Se excluyen del subgénero 66 especies de las cuales 35 pasan a la sinonimia.

Palabras clave. *Frullania, Meteoriopsis,* Hepáticas, monografía.

ABSTRACT

Frullania subgenus *Meteoriopsis* is composed of very slender and for the most part pendulous plants that grow mostly in Andean forests. The definition of the subgenus has been confusing due to the high taxonomic value given by several authors to the growing habit of its species and not to the actual diagnostic morphological characters: leaves convoluted around the stem and with two auricles at base. The group has been treated as a subgenus, as a section of subgenus *Thyopsiella*, and even as a "group" within this subgenus. A taxonomic treatment of *Frullania* subgenus *Meteoriopsis* is presented; seven species are recognized including two recently described. Its distribution is now considered to be Neotropical with all paleotropical species previously included in the subgenus being transferred to other subgenera. A taxonomic key for the identification of the species is provided. Each species is described and illustrated including distribution maps. The taxonomic position of subgenus *Meteoriopsis* within

Frullania is discussed on the basis of a phylogenetic analysis carried out using morphological characters. The subgenus *Meteoriopsis* is considered to be monophyletic and sister to subgenus *Thyopsiella*. A total of 66 species are either excluded from the subgenus or (35) placed in synonymy.

Key words. *Frullania, Meteoriopsis,* liverworts, monograph.

INTRODUCCIÓN

La agenda Sistemática siglo XXI (Forero et al., 1999) en sus propósitos y prioridades propone como tareas específicas: revisar el conocimiento que se tiene de la flora colombiana, detectar grupos de plantas poco conocidos y dar énfasis al estudio de grupos de plantas con especies de importancia económica real o potencial o de importancia ecológica.

Uno de los grupos de plantas que cumple con estos requisitos es el de las hepáticas: plantas afines a los musgos, de hábito taloso o folioso; con alternancia de generaciones, siendo la fase más conspicua la gametofítica. Para el grupo de las hepáticas ya se ha completado la primera tarea, y se tiene una idea clara del estado actual de su conocimiento. Uribe & Gradstein (1998) registraron para Colombia 840 especies en 136 géneros pertenecientes a 36 familias; esta cifra corresponde al 60% de las especies conocidas para América tropical. Los géneros con mayor número de especies son: *Plagiochila* (137), *Frullania* (58), *Metzgeria* (37), *Bazzania* (36), *Radula* (31) y *Riccardia* (28), los cuales, de acuerdo con Uribe & Gradstein (1998) son los grupos taxonómicamente menos conocidos; en consecuencia sus revisiones taxonómicas son prioritarias. *Plagiochila* y *Metzgeria* estan siendos estudiados por Heinrichs (2002) y por Costa (2005). Por lo tanto se decidió asumir en este trabajo el estudio del género *Frullania*.
Spruce (1884) propuso la división del género *Frullania* en seis subgéneros, con base en las especies tropicales que él trató. Estos subgéneros se pueden organizar en dos grupos: los que tienen lóbulos cilíndricos y periantos lisos y los que tienen lóbulos galeados y periantos lisos o tuberculados. Al primer grupo pertenecen los subgéneros *Thyopsiella* (ca. 70 spp.), *Meteoriopsis* (7 spp.) y *Diastaloba* (ca. 5 spp.). Estos subgéneros se han mantenido en uso, aunque los límites entre ellos no son muy claros.

Un primer paso para resolver este problema fue asumir la revisión del subgénero *Meteoriopsis*, mediante el estudio de los ejemplares tipo y del material adicional disponible de todas sus especies con el fin de evaluar si los caracteres propuestos por Spruce (1884) realmente sirven para mantener a *Meteoriopsis* como subgénero o si por el contrario solo se trata de un grupo dentro del subgénero *Thyopsiella*. Los principales resultados son la redefinición del subgénero, la circunscripción del subgénero al Neotrópico y la reducción del número de especies.

HISTORIA TAXONÓMICA

El género *Frullania* fue propuesto por Raddi (1818) con base en dos especies del género *Jungermannia*. Es uno de los mayores géneros de hepáticas en cuanto al número de especies que lo componen. Mientras Bonner (1965) registró 1027 especies, Schuster (1992) consideró que un estimativo más real es de unas 350-375 especies y Gradstein et al. (2001) estimaron ca. 300 especies.

Hasta hace poco tiempo se consideraba a los géneros *Frullania* y *Jubula* Dumort., dentro de la familia Jubulaceae (Schuster, 1992; Crandall-Stotler & Stotler, 2000; Gradstein et al., 2001). No obstante, recientes análisis filogenéticos basados en datos moleculares sugieren que estos dos géneros no están relacionados, por lo que se ha propuesto tratarlos en familias independientes: Frullaniaceae y Jubulaceae (Ahonen, 2004; Wilson et al. 2004). En cuanto a su composición, la familia Frullaniaceae ha variado mucho de acuerdo con diversos autores; Grolle (1983) la trató como dos familias diferentes, Frullaniaceae y Jubulaceae, e incluyó *Frullania*, *Schusterella* y *Steerea* en la primera y *Jubula* y *Neohattoria* en la segunda. En este trabajo se adopta la propuesta de Schuster (1992) de considerar a los géneros *Schusterella*, *Steerea* y *Neohattoria* como subgéneros dentro del género *Frullania*.

Spruce (1884) publicó una monografía de las hepáticas del Amazonas y de los Andes de Perú y Ecuador, en la que dividió al género en 6 subgéneros: *Thyopsiella*, *Meteoriopsis*, *Diastaloba*, *Homotropantha*, *Trachycolea* y *Chonanthelia*. Spruce (1884) propuso el subgénero *Meteoriopsis* utilizando como caracteres diagnósticos la presencia de perianto trígono y glabro (no tuberculado), tallos muy largos, péndulos y con crecimiento indefinido y anfigastros angostos y con márgenes planos. En general se aceptó que a *Meteoriopsis* pertenecían las especies de hábito péndulo, con las hojas convolutas alrededor del tallo y crecimiento indefinido. Por esta razón se asignaron al subgénero en estudio todas aquellas especies que presentan hábito péndulo (Stephani, 1911; Verdoorn, 1930; Hattori, 1972, 1976, 1977).

Verdoorn (1930) propuso el subgénero *Saccophora*. Más tarde entre 1972 y 1986, Hattori publicó una serie de artículos sobre el género *Frullania* en Asia y propuso varios subgéneros: *Fusiorielligerae, Rostratae*, *Australes*, *Orientales*, *Huerlimannia*, *Diversitextae* y *Mamillosae*.

Spruce (1884) trató cuatro especies: *Frullania atrata* (Sw.) Nees, *F. atrosanguinea* Tayl., *F. peruviana* Gottsche y *F. aculeata* Tayl. recolectadas por él en los Andes de Ecuador y Perú.

Stephani (1911) reconoció 53 especies en el subgénero *Meteoriopsis*, y las organizó en dos secciones, *Acutifolia* y *Obtusifolia*. De acuerdo con este autor, la distribución geográfica del subgénero incluía al Africa, con 9 especies, América tropical con 29 y Asia y Oceanía con 15. Stephani describió 30 de las 53 especies, pero como se ha recalcado frecuentemente (Verdoorn, 1934; Schuster, 1992; Gradstein, 1994; Reiner-Drehwald, 1999; He, 1999; Heinrichs, 2002; Uribe & Gradstein, 2003, entre otros) muchas de sus descripciones son superfluas y muchos de los nombres propuestos por él son *nomina nuda*. Luego, Stephani (1924) adicionó 8 especies más, principalmente de Bolivia y México. Verdoorn (1930) trató al subgénero *Meteoriopsis* para el archipiélago Indo-malayo, considerándolo equivalente al grupo "*Foliis cauli circunvolutis*" de Gottsche et al. (1847); sin embargo, en este último grupo los autores incluyeron muchas especies que pertenecen al subgénero *Thyopsiella*. Verdoorn (1930) trató 11 especies en el subgénero *Meteoriopsis*, redujo 9 a la sinonimia y lo dividió en dos secciones, *Vaginatae* y *Orientales*.

Clark y colaboradores (Clark, 1953a; 1953b; 1953c; 1956; Clark & Frye, 1953; Clark & Svihla, 1945, 1947a, 1947b, 1948, 1949, 1951, 1953) publicaron una serie de artículos sobre doce especies del género *Frullania*, incluyendo las del subgénero *Meteoriopsis*, con base en ejemplares históricos de Centro América y las Antillas. En estos trabajos los autores se limitaron a redescribir las especies sin hacer comparación con los tipos y no presentaron un análisis crítico de las especies ni de los caracteres.

Kamimura (1961), en su estudio de la familia para Japón trató a *Frullania tenuicaulis* Mitt. dentro del subgénero *Meteoriopsis*, y propuso tratar el subgénero en dos secciones *Orientalis* y *Meteoriopsis* (= secc. *Vaginatae* Verdoorn). En este trabajo, el autor también propuso como lectótipo del subgénero *Meteoriopsis* a *Frullania atrata* (Sw.) Nees.

Stotler (1969) hizo el tratamiento de las especies del subgénero *Thyopsiella* (al que llamó subgénero *Frullania*) para América Latina y presentó una clave para los subgéneros, además de una descripción de cada uno de ellos. En la clave propuesta, Stotler caracterizó al subgénero *Meteoriopsis* como plantas con lóbulos hasta cuatro veces más largos que anchos, angosto-cilíndricos, cercanos al tallo y paralelos o subparalelos a éste y con las hojas convolutas alrededor del tallo cuando secas. Las especies del subgénero *Thyopsiella* tendrían, por el contrario, los lóbulos 2-3 veces más largos que anchos, clavados a ampliamente cilíndricos, separados del tallo por una distancia igual a la mitad de su anchura y las hojas extendidas cuando secas. Sin embargo, en la descripción del subgénero *Meteoriopsis* señaló la existencia de hojas con base cordada o auriculada. Es interesante notar que a pesar del concepto impreciso de Stotler, la excludenda de su trabajo es correcta, pues *Frullania bakeri* Steph., *F. grandifolia* Steph., *F. longipinna* Steph. y *F. weberbaueri* Steph., pertenecen en efecto al subgénero *Meteoriopsis* y no al subgénero *Thyopsiella*. Por otra parte, Schuster (1992) llamó la atención sobre el hecho de que si el subgénero *Meteoriopsis* corresponde a lo descrito por Stotler, *F. meridana* Steph. y *F. setigera* Steph. no deberían estar en el subgénero *Thyopsiella*; no obstante, un estudio detallado realizado recientemente permite asegurar que estas dos especies son miembros genuinos del subgénero *Thyopsiella* (Uribe, 2004b).

Hattori (1972) en su estudio del género *Frullania* para Nueva Guinea, observó la existencia de formas intermedias entre el subgénero *Meteoriopsis* y el subgénero *Thyopsiella*, aunque inicialmente aceptó la delimitación del subgénero *Meteoriopsis* propuesta por Stephani. Hattori encontró que el carácter de hábito péndulo es muy notable en campo, pero concluyó que no tiene valor taxonómico, ya que es muy variable y depende en gran medida de condiciones ambientales; por lo tanto, trató las especies del subgénero *Meteoriopsis* dentro de la sección *Vaginatae* del subgénero *Thyopsiella*. Luego (Hattori, 1974), consideró que la sección *Orientales* de Verdoorn pertenecía al subgénero *Trachycolea* (*Thyopsiella*) y que *Frullania nigricaulis* debía estar en la sección *Ornitocephalae* de dicho subgénero (ver especies excluidas). Luego, el mismo autor (Hattori, 1977) consideró que el tratamiento hecho por Verdoorn (1930) era correcto y regresó a la idea de *Meteoriopsis* como subgénero, con las dos secciones propuestas por Verdoorn e incluyó a *Frullania capillaris* Steph. (= *F. grandiclava* Steph.) en la sección *Orientales* de Verdoorn.

En su tratamiento del género para África, Vanden Berghen (1976) estudió las especies correspondientes al subgénero *Meteoriopsis* que Stephani (1911) había propuesto y las trató como “grupo de *F. angulata*” dentro del subgénero *Thyopsiella*. En este trabajo el autor pasó a la sinonimia de *Frullania angulata* seis de las especies propuestas por Stephani. Por lo tanto, para África sólo trató dos especies de este grupo: *F. angulata* Mitt. y *F. longistipula* Steph.

Kron (1988) estudió las especies venezolanas de *Frullania* subgén. *Meteoriopsis*. Sin embargo, no adoptó un concepto claro sobre el subgénero y aunque hizo una valoración numérica de algunos caracteres no incluyó los caracteres que son críticos en su definición.

Schuster (1992) estudió la familia Frullaniaceae (como Jubulaceae) para el tratamiento de las hepáticas de Norte América, presentó una introducción a la historia taxonómica y a la morfología e hizo una discusión muy profunda acerca de los caracteres que podrían tener valor taxonómico en la familia y en el género *Frullania*. Aunque el subgénero *Meteoriopsis* no está presente en el área de estudio, en la clave para subgéneros hizo una discusión acerca del mismo, llamando la atención acerca de su relación con los subgéneros *Thyopsiella* y *Diastaloba*.

Los tratamientos en los que el subgénero *Meteoriopsis* fue considerado como un grupo o una sección del subgénero *Thyopsiella* (Hattori, 1972, 1974; Vanden Berghen, 1976) se debieron a que se asignaron al subgénero *Meteoriopsis* especies con base en un solo carácter, el hábito péndulo, y éstas en realidad pertenecen a otros subgéneros.

Gradstein (en: Gradstein et al. 2001) propuso caracterizar al subgénero *Meteoriopsis* por presentar hojas convolutas alrededor del tallo, base de las hojas profundamente cordada, y plantas largas, péndulas y poco ramificadas; Gradstein (2001) se basó principalmente en las especies más comunes: *Frullania convoluta* y *F. peruviana*. Estos caracteres son sometidos a estudio en este trabajo.

Uribe & Gradstein (2003) llamaron la atención acerca de que la lectotipificación del género *Frullania* realizada por Evans en 1918 es válida y por lo tanto la especie tipo del género *Frullania* es *F. dilatata* (L.) Dumort.; como *F. dilatata* pertenece al subgénero *Trachycolea*, este debe ser el subgénero autónimo y no *Thyopsiella*, el cual debe ser mantenido. Además, Uribe & Gradstein (2003) rechazaron el lectótipo propuesto por Kamimura (1961) para el subgénero *Meteoriopsis* y, de acuerdo con el artículo 10.1 del Internacional Code of Botanical Nomenclature (McNeill et al., 2006), propusieron como nuevo lectótipo a *Frullania peruviana* Gottsche.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se estudiaron 676 ejemplares de *Frullania*, que incluyeron los ejemplares tipo de las 72 especies que habían sido asignadas al subgénero *Meteoriopsis* desde 1884. Mediante análisis al microscopio de luz se estudiaron los caracteres morfológicos y anatómicos que han sido utilizados en los distintos tratamientos de especies del género *Frullania* (Stotler, 1969; Hattori, 1980; Yuzawa, 1991). Además se sometieron a análisis algunos caracteres antes no tratados, para examinar su grado de variación y su posible valor taxonómico para el grupo en estudio (Apéndice 2). La mayor parte del estudio se realizó en el Herbario Nacional Colombiano (COL) a excepción de los ejemplares tipo que fueron estudiados en el Departamento de Botánica Sistemática de la Universidad de Göttingen, y se obtuvieron ejemplares en préstamo de los siguientes herbarios: Herbario del Jardín Botánico de Berlín-Dahlem (B), British Museum (BM), Herbario de criptógamas del Colegio Károly Esteráis (EGR), Herbario de la Universidad de Harvard (FH), Herbario del Jardín Botánico de Ginebra (G), Herbario de la Universidad de Göttingen (GOET), Herbario Haussknecht de la Universidad de Jena (JE), Herbario Nacional de Bolivia (LPB), Herbario de la Universidad de Manchester (MANCH), Herbario Nacional de México (MEXU), Missouri Botanical Garden (MO), New York Botanical Garden (NY), Herbario del Museo Sueco de Historia Natural (S), Smithsonian Institution (US) y Herbario del Museo de Historia Natural de Viena (W). Se solicitaron además ejemplares a los herbarios Nacional de Costa Rica (CR), Pontificia Universidad Católica de Quito (QCA), herbario Weberbauer de la Univeridad Agraria de Lima (MOL) y el herbario de la Universidad de los Andes en Mérida (MERF) pero no fue posible obtenerlos por diversas razones.

Análisis filogenético. El análisis filogenético se realizó con base en la máxima parsimonia, utilizando el programa NONA (Goboloff, 1994) a través de WINCLADA (Nixon, 2002). Se usaron los siguientes parámetros: una búsqueda heurística, manteniendo un máximo de 1000 árboles por búsqueda (hold). En cada búsqueda se llevaron a cabo 100 réplicas (mult* N), manteniendo 10 árboles por réplica (hold/). En todos los casos se utilizó la misma estrategia de búsqueda: mult* max* (multiple TBR + TBR). Los caracteres se trataron como no aditivos y con pesos iguales. Para el cálculo de los índices de soporte de Bremer, se usó NONA, con la estrategia propuesta por Hovenkamp (2005) de mantener 10 árboles subóptimos, (suboptimal 10), 10000 árboles por búsqueda (hold), llevando a cabo 10 réplicas (mult*) y manteniendo 10 árboles por réplica (hold).

Para el análisis filogenético se usaron de una a tres especies representativas de cada uno de los subgéneros propuestos, más todas las especies del subgénero *Meteoriopsis* que resultaron del estudio de los ejemplares tipo (Uribe & Gradstein, 2003).

En este análisis se trataron como subgéneros los géneros *Amphijubula*, *Neohattoria*, *Microfrullania*, *Schusterella* y *Steerea*, siguiendo la propuesta de Schuster (1992). A continuación se presentan las especies escogidas para cada uno de los subgéneros (los subgéneros señalados con * son monotípicos). Las especies se escogieron por la disponibilidad de ejemplares tipo e información en literatura. ***Thyopsiella:*** *Frullania atrata, F. brasiliensis* y *F. intumescens*; ***Diastaloba:*** *F. apiculata* y *F. caulisequa*; ***Homotropantha:*** *F. nodulosa* y *F. intermedia*; ***Frullania (Trachycolea):*** *F. ericoides* y *F. eboracensis*; ***Chonanthelia:*** *F. riojaneirensis, F. neurota* y *F. dusenii*; ***Saccophora:*** *F. sublignosa* y *F. calcarata*; ***Fusiorielligerae:*** *F. gaudichaudi* y *F. hedranta*; ***Rostratae:*** *F. rostrata* y *F. perminuta*; ***Australes:*** *F. errans* y *F. mizutani*; ****Orientales:*** *F. orientalis*; ****Huerlimannia:*** *F. elephantum*; ****Diversitextae:*** *F. diversitexta*; ****Mamillosae:*** *F. mamillosa*; ***Amphijubula:*** *F. spruceana*; ***Microfrullania (Neohattoria):*** *F. parhami* y *F. herzogii*; ****Steerea:*** *F. clemensiae*; ***Meteoriopsis:*** *F. convoluta, F. darwinii, F. dulimensis, F. grandifolia, F. peruviana, F. phalangiflora* y *F. weberbaueri.*

Como grupo ajeno (outgroup) se utilizaron varias especies del género *Jubula*: *J. blepharophylla*, *J. pennsylvanica* y *J. bogotensis*.

Caracteres morfológicos. Para el análisis filogenético se utilizaron caracteres tanto del gametofito como del esporofito. Debido a que de varios de los subgéneros estudiados sólo se tiene registros de literatura, se presentan algunos interrogantes; además, muchos de los subgéneros propuestos por Hattori se basan en una sola especie y sólo se tiene un registro para obtener los datos. Los caracteres utilizados en el análisis filogenético se eligieron con base en los caracteres diagnósticos y algunos otros propuestos por otros autores (anexo 3).

Tratamiento taxonómico. La información nomenclatural se presenta de acuerdo con los lineamientos de Flora Neotrópica (Anónimo, 1997). Las descripciones se hicieron siguiendo el modelo propuesto por Gradstein (1975, 1994). La terminología utilizada para la descripción de las especies sigue a Magill (1990) en términos generales y para términos más específicos de la morfología de hepáticas se siguió a Gradstein et al. (2001) y a Paton (1999). Como lectótipos se designaron aquellos ejemplares citados en la publicación original, cuando se citó más de un ejemplar (síntipos), y se tenían todos disponibles, se eligió el que presentara la mayor cantidad de caracteres y estuviera en mejor estado de conservación; la designación de paralectótipos, se hizo siguiendo a Hansen & Seberg (1984).

Medidas e ilustraciones. La longitud de las hojas se midió desde la inserción basal sobre el tallo hasta el ápice de las mismas, el ancho se midió en el punto más ancho perpendicular a la longitud. El tamaño de las células se midió de acuerdo al lúmen. La longitud de las células como la distancia más larga de la célula y el ancho se midió perpendicularmente a la longitud. Todas las medidas representan valores mínimos y máximos. Las ilustraciones se realizaron utilizando un tubo de dibujo.

Definición de especie. Se definieron como especies aquellos grupos de individuos que presentan un espectro contínuo de variación fenotípica y se diferencian por presentar al menos dos caracteres únicos y exclusivos, como: margen de hojas y margen de anfigastros con dientes, en *Frullania dulimensis*; anfigastros con márgenes planos y aurículas en la base de más de 200 µm, como en *F. weberbaueri*. Así mismo, aquellos taxones que presentan una combinación única de caracteres, siempre y cuando éstos fueran caracteres no correlacionados topográficamente entre sí, por ejemplo: forma del anfigastro, margen de las brácteas y posición del periantо, en *F. convoluta* y *F. grandifolia*.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Morfología y anatomía

Hábito de la planta. Las especies de *Meteoriopsis* son plantas muy delgadas, largas y de hábito péndulo. Spruce (1884) separó estas especies de las demás por presentar este hábito; sin embargo, al estudiar los ejemplares tipo de todas las especies asignadas a *Meteoriopsis* se ha encontrado que aunque la mayoría son de hábito péndulo, no todas pertenecen realmente al subgénero en estudio. El hábito péndulo es una adaptación a ciertas condiciones ambientales: aquellas plantas que crecen en el interior de los bosques, en sitios muy húmedos y sombríos, generalmente desarrollan este tipo de hábito, mientras que las que crecen en el borde del bosque, en sitios más iluminados y menos húmedos tienden a crecer adpresas al tallo del forofito ("projecting type"). Las especies de *Meteoriopsis* son plantas largas, con crecimiento indeterminado del tallo (por ejemplo, en *Frullania peruviana*, se han encontrado plantas de hasta 20 cm de longitud). Sin embargo, especies como *F. weberbaueri* son plantas muy cortas, alcanzando solo 8 cm de longitud. Especies que claramente pertenecen al subgénero *Thyopsiella*, como *F. involuta* y *F. atrata*, tienen hábito péndulo y son plantas muy largas, alcanzando hasta 18 cm de longitud. De los taxones de Asia que Verdoorn (1930) asignó a *Meteoriopsis*, hay especies como *F. tenuicaulis* que son péndulas y muy largas, pero pertenecen al subgénero *Diastaloba*, o *F. orientalis* que presenta el mismo hábito y pertenece, claramente, al subgénero *Frullania*. Lo anterior demuestra los problemas en la correcta delimitación del subgénero, si se tiene en cuenta que de las especies que Spruce (1884) asignó al subgénero solo tres son claramente péndulas: *F. peruviana*, *F. atrosanguinea* (aquí considerada sinónimo de la primera) y *F. atrata*. En consecuencia se deduce que Spruce en realidad solo estudió una especie de *Meteoriopsis*. Fue con base en esta especie, *F. peruviana*, que decidió nominar al subgénero *Meteoriopsis*, haciendo alusión a *Meteorium*, género de musgos péndulos.

Ramificaciones. Kamimura (1961) y Stotler (1969) han reportado la presencia, en especies del género *Frullania*, de ramas basiscópicas de tipo *Lejeunea*, en plantas que habían sido decapitadas. Sin embargo, Hattori (1972, 1986) y Schuster (1970, 1992), han reportado que al menos en algunos subgéneros, por ejemplo *Microfrullania* y *Diastaloba* se presentan ambos tipos de ramificación y que las ramas tipo *Lejeunea* no están limitadas a plantas decapitas, sino que se producen de forma natural. Todas las especies de *Frullania* subgénero *Meteoriopsis* presentan ramificación exógena terminal acroscópica de tipo *Frullania*. En este tipo de ramificación la mitad de la hoja asociada a la rama se produce dorsalmente y siempre carece de lóbulo. En *Meteoriopsis* esta hoja es ampliamente ovada y orbicular (Figs 3g y 6i). Es importante anotar que la hoja que subtiende a las ramas presenta dos aurículas grandes en la base, como es común en las hojas del tallo del subgénero; no obstante, en el curso de la presente investigación se ha encontrado que otros subgéneros también presentan éste tipo de hojas subtendiendo a las ramas, como es el caso de los subgénero *Thyopsiella* y *Diastaloba*, por lo que es muy importante no tener en cuenta la hoja que subtiende las ramas al momento de estudiar ejemplares.

Schuster (1992) llamó la atención acerca de varios caracteres que, en su opinión, deberían ser estudiados con el fin de determinar su valor taxonómico, lo que permitiría abordar el estudio del género *Frullania*; uno de estos caracteres tiene que ver con los apéndices primarios de las ramas, el primer anfigastro (BUL1) y la primera hoja (BL1). Tomando en cuenta la propuesta de Schuster, Konrat & Braggins (2001), realizaron un estudio sobre estos apéndices, incluyendo ejemplares de todos los subgéneros propuestos para *Frullania*, en este trabajo los autores sugirieron un modelo de estudio de los apéndices primarios de las ramas. Lamentablemente, la especie escogida como representante del subgénero *Meteoriopsis*, *Frullania orientales*, realmente no pertenece a éste subgénero sino al subgénero *Frullania* (Uribe, este trabajo). Sin embargo, este estudio muestra que las especies del subgénero *Meteoriopsis*, como es aquí definido y de acuerdo con la clasificación propuesta por Konrat & Braggins (2001), concuerdan con los tipos *Rudolfiana* y *Ptychantha*, en los cuales BUL1 está formado por dos segmentos, uno ventral, laminar, que puede ser agudo u obtuso y uno dorsal sacciforme y BL1 esta formado por 2 segmentos sacciformes o por un segmento sacciforme y uno explanado (Figs 3g, 5l, 6i, 8f, 9a, 11j y 12e). Para la valoración de estos caracteres en las descripciones, se utilizaron descriptores cuantitativos, así: ausente (0%); raras veces (< 10%); ocasionalmente (11-30%); frecuentemente (31-60%); usualmente (61-90%); casi siempre (91-99%) y siempre (100%).

Anatomía del tallo. Los tallos en las especies de *Meteoriopsis* son poco diferenciados, puesto que las células medulares son similares a las corticales, ambas presentan paredes engrosadas de color marrón oscuro, algunas veces las células medulares son de color marrón claro. Ocasionalmente se pueden encontrar algunas diferencias en cuanto al tamaño; sin embargo, éstas resultan ser poco constantes y dependen tanto de la altura en que se haga el corte como del estado de madurez de la planta. Como señaló Schuster (1992), la anatomía del tallo no ofrece criterios claros para la clasificación a nivel de subgéneros o especies.

Hojas. Las hojas en el subgénero *Meteoriopsis* presentan la forma típica del género y constan de tres partes: un lobo (hoja propiamente dicha), un lóbulo ventral y un estilo. Las hojas son grandes, convolutas alrededor del tallo (Fig 3b, 6a), frecuentemente imbricadas, algunas veces distantes (Fig 11a), planas o cóncavas, ovadas a obovadas, el ápice es apiculado, largo-apiculado a agudo (Fig 9b) u obtuso (Fig 8b), el margen es entero o dentado (Fig 6c, 6d y 6e), son por lo general simétricas, aunque algunas veces se presentan asimétricas, debido a que una aurícula en la base es más grande que la otra como en *F. darwinii* (Fig 5b y 5c) y en *F. phalangiflora* (Fig 11b y 11c). El carácter más importante de las hojas está en la base, que presenta aurículas tanto antical como posticalmente. Aunque es el carácter que define al género, ha sido constantemente subvalorado ya que siempre se dio más valor al hábito y la longitud de las plantas. Las aurículas en la base de las hojas pueden ser muy grandes, de tal manera que se superponen una con otra (*F. peruviana*, Fig 9b) o pueden ser más pequeñas y no superponerse (*F. convoluta*, Fig 3f).

Células de las hojas. Las células de las hojas son rectangulares a subcuadradas (Figs 3i, 8i y 9l) o redondeadas (Fig 5i), con trígonos y engrosamientos intermedios conspicuos; son uniformemente coloreadas de marrón y no se presentan ocelos en la base ni vitta (células de la parte medial de las hojas diferenciadas), como en algunas especies de otros subgéneros. Los oleocuerpos son pequeños, de 2-3 µm de diámetro, esféricos a levemente elipsoidales, lisos, de color gris-amarillento, en número de (2-) 3-6 por célula.

Lóbulos. En el subgénero *Meteoriopsis* se encuentran lóbulos clavado-cilíndricos a largo-cilíndricos, sacciformes, inflados, erectos, paralelos o subparalelos y cercanos al tallo (Figs 5g, 6j, 8h, 9i, 11g y 12f). En algunas especies del género *Frullania*, ocasionalmente se encuentran lóbulos explanados o canaliculados, en los ejemplares estudiados del subgénero *Meteoriopsis* no se encontraron.

Stotler (1969) le dio gran importancia al tamaño de los lóbulos, y consideró que en *Meteoriopsis* son más largos (hasta 4 veces más largos que anchos) que en *Thyopsiella* (2-3 veces más largos que anchos); como los lóbulos en *Meteoriopsis* se presentan aplanados dorsi-ventralmente, la relación largo/ancho varía según la posición en que éste se encuentre al momento de ser medido; es probable que ésto haya llevado a errores en considerar que los lóbulos de *Meteoriopsis* son más largos que los de *Thyopsiella*, como planteó Stotler (1969). Stotler (1969) también consideró que los lóbulos cercanos y paralelos al tallo eran característicos del subgénero *Meteoriopsis*, y por lo tanto, como comentó Schuster (1992), debería haber ubicado a *F. setigera* en ese subgénero; sin embargo, esta especie sí pertenece al subgénero *Thyopsiella* (Uribe, 2004b). Una de las conclusiones de este trabajo es que lóbulos cilíndricos a largo-cilíndricos, sacciformes, cercanos al tallo y paralelos a éste se encuentran tanto en *Meteoriopsis* como en *Thyopsiella*.

Estilo. En el subgénero *Meteoriopsis* el estilo es filiforme, erecto, compuesto por 3 ó 4 células y una papila terminal. Generalmente tiene una sola célula en la base (Figs 5h y 6h), pero ocasionalmente se pueden presentar dos células.

Anfigastros. Los anfigastros en el subgénero *Meteoriopsis* son más largos que anchos. Stotler (1969) había considerado que son más largos que en el subgénero *Thyopsiella*; sin embargo, en el presente estudio se ha observado que en *Meteoriopsis* hay tanto anfigastros largos, como los de *Frullania peruviana* (Fig 9e, 9f y 9g), como algunos no tan largos, como los de *F. grandifolia* (Fig 8e). La relación largo/ancho de los anfigastros es muy variable: 1.8-2.7: 1 en *F. peruviana*, y 1.3:1 en *F. grandifolia*. En cuanto a la relación del ancho de los anfigastros con el tallo, en *Meteoriopsis* se ha encontrado que las especies se pueden agrupar en dos; por un lado, *F. convoluta* y *F. weberbaueri*, con anfigastros que son 4 o más veces más anchos que el tallo, y por otro lado el grupo de *F. darwinii*, *F. grandifolia*, *F. peruviana* y *F. phalangiflora*, que presentan anfigastros hasta 3 veces más anchos que el tallo. Con base en caracteres de los anfigastros como los que usó Stotler (1969), *F. meridiana* debería pertenecer a *Meteoriopsis*, como cuestionó Schuster (1992); sin embargo, Uribe (2004b) mediante el estudio del ejemplar tipo encontró que esta especie pertenece realmente al subgénero *Thyopsiella*.

Androecio y ginoecio. Los gametoecios de *Meteoriopsis* son del tipo normal que se encuentra en *Frullania* (Stotler, 1969; Yuzawa, 1991). Todas las especies de *Meteoriopsis* son dioicas, con androecios y ginoecios laterales en ramas especializadas o terminales sobre el tallo. No presentan innovaciones (ramificaciones nuevas a partir de la base del perianto), aunque se ha registrado su presencia generalmente cuando no ha ocurrido fertilización; en todos los ejemplares en que se ha encontrado perianto no se presentan innovaciones (Stotler, 1969). Los androecios son numerosos, en ramas laterales, generalmente se presentan en forma de cabezuela (Figs 6g y 8g), aunque en algunas especies se observaron en forma de espiga (Fig 8f); tienen de 3 a 6 series de brácteas y están en ramas que presentan de 2 a 3 series de hojas normales basales con anfigastros, aunque los lóbulos pueden presentarse explanados o canaliculados. Los ginoecios se presentan en ramas laterales, generalmente en forma de espiga con 3 a 5 series de brácteas, sin innovaciones subflorales. Las brácteas pueden ser enteras o dentadas, caracter que sirve para diferenciar algunas especies.

Perianto. En *Meteoriopsis* el perianto puede ser inserto o exerto; en el primero el perianto se encuentra protegido por las brácteas hasta la madurez, mientras que en el segundo, este queda expuesto antes de llegar a la madurez. En cuanto a la forma, básicamente hay de dos tipos: obovoide y globoso, generalmente con tres quillas, siendo la ventral más grande que las laterales (Figs 3c, 5d, 8d, 9d y 11d).

Esporofito. Los esporofitos se estudiaron al microscopio de luz. De dos de las especies no se tuvieron esporofitos para estudio, sin embargo, los esporofitos estudiados resultaron ser muy uniformes en cuanto a su morfología. Las cápsulas de *Frullania* subgénero *Meteoriopsis* son generalmente globosas, de 700-750 µm de diámetro. Presentan una dehiscencia recta en cuatro valvas. La pared de la cápsula es biestratificada. Las células presentan engrosamientos intermedios de tipo noduloso. Las esporas son esféricas, globosas, con exina verrucosa, de (200-) 210-250 µm de diámetro. Los eláteres son de una sola espiral.

Taxonomía

El estudio de los ejemplares tipo de las especies reveló que no todas las especies originalmente asignadas al subgénero *Meteoriopsis* tienen hábito péndulo, ni la base de las hojas profundamente cordada, ni tampoco las hojas convolutas alrededor del tallo.

Como ya Hattori (1972) lo había hecho notar, el hábito péndulo de estas plantas es un carácter muy variable y altamente dependiente de condiciones ambientales. En su estudio de las especies asiáticas del género *Frullania* encontró formas intermedias entre *Meteoriopsis* y *Thyopsiella*. En este trabajo se estudiaron los ejemplares tipo de todas las especies que han sido asignadas al subgénero *Meteoriopsis* y se encontró que existen plantas con hábito péndulo, muy largas y otras con hábito procumbente muy cortas. Por lo tanto, una de las conclusiones de este trabajo es que no todas las especies de *Meteoriopsis* son péndulas, ni todas las especies de hábito péndulo de *Frullania* pertenecen al subgénero *Meteoriopsis*.

El siguiente paso fue definir exactamente qué quiso decir Spruce (1884) con la expresión “base de las hojas profundamente cordada”, ya que al examinar los ejemplares TIPO de las cuatro especies que él estudió no es muy claro. Por un lado *F. peruviana* tiene dos aurículas muy grandes, que se superponen entre si (fig. 9b); pero *F. atrata* y *F. aculeata* no presentan estas dos aurículas (Uribe & Gradstein, 2003). Esta confusión se debió en parte a que Spruce (1884), aparentemente confundió *F. atrata* tanto con *F. peruviana* como con *F. convoluta*. Así, el material recolectado por Spruce en el monte Guayrapata, Ecuador (MANCH 12782, 12775) y descrito como *F. atrata*, claramente pertenece a *F. peruviana* Gottsche. Este material fue anotado como “typical *Frullania atrata*” por Hattori (etiqueta de anotación fechada el 2 de enero de 1977) y fue ilustrada bajo el nombre *Frullania atrata* Sw. por Stotler (1997, p. 133, 135: figs. 15-21). Otro espécimen de Ecuador en el herbario de Spruce y anotado por él como “*Frullania atrata* Sw. var.?” (Pichincha, colector desconocido) pertenece a *Frullania convoluta* Lindenb. & Hampe. En “Hepaticae Amazonicae et Andinae” Spruce (1884, p. 38-39) describe *Frullania atrata* como teniendo hojas apiculadas a corto-acuminadas, por lo tanto su descripción claramente se refiere a *F. peruviana*, no a *F. convoluta*. Sin embargo, es interesante que el material de Dominica, *Elliot 491* (MANCH 12787) publicado por Spruce (1895) con el nombre de *F. atrata* si fue correctamente identificado y corresponde a esta especie. Entonces, es claro que el carácter “base de las hojas profundamente cordada”, se refiere a la presencia de dos aurículas en la base de las hojas, tanto antical como posticalmente, tal como se encuentra en *F. peruviana* (fig. 9b).

Con respecto al carácter “hojas convolutas alrededor del tallo”, tal como fue presentado por Spruce (1884), quien hizo la aclaración que se refería a las plantas en fresco, es decir, húmedas; el estudio de los ejemplares tipo de las especies asignadas a *Meteoriopsis*, mostró que este carácter fue mal entendido por los autores previos, e incluyeron especies que presentan las hojas convolutas al tallo cuando secas, y que al ser humedecidas para estudio, se extienden.

En conclusión, los caracteres presencia de dos aurículas en la base de las hojas y hojas convolutas alrededor del tallo aún en las plantas húmedas, son los dos caracteres diagnósticos que definen al subgénero *Meteoriopsis*. Por lo tanto, todas aquellas especies que no presentan estos caracteres fueron excluidas del subgénero *Meteoriopsis* y transferidas a otros subgéneros (anexo 1). Por ejemplo, de las cuatro especies estudiadas por Spruce, *F. atrata* y *F. aculeata* pertenecen al subgénero *Thyopsiella* (Uribe & Gradstein, 2003) y *F. atrosanguinea* Tayl. se trata aquí como sinónimo de *F. peruviana* Gottsche.

Análisis filogenético

El análisis filogenético produjo un solo árbol más parsimonioso (L: 199; CI: 23; RI: 61). En este árbol se pueden observar varios clados. Todas las especies del subgénero *Meteoriopsis* se encuentran en un clado (número 32 en fig. 2) sustentado por dos caracteres, 4: Base de las hojas con dos aurículas (L: 3; ci: 66; ri: 93) y 36: hojas convolutas alrededor del tallo (L: 1; ci: 100; ri: 100). Esto muestra que el subgénero *Meteoriopsis* es monofilético. Como grupo hermano de éste se encuentra otro clado (30) el cual incluye las especies del subgénero *Thyopsiella* (*F. atrata*, *F. brasiliensis* y *F. intumescens*), como hermana de un subclado formado por dos especies del subgénero *Homotropantha*, *F. nodulosa* y *F. intermedia,* (28), mediante el carácter 23: dirección de la boca del lóbulo (L: 1; ci: 100; ri: 100), en ambas especies el lóbulo se dirige hacia el ápice de la planta. En seguida se encuentran sucesivamente las especies *F. orientalis*, *F. hedranta* y *F. gaudichaudi* y un subclado (23) formado por *F. sublignosa* y *F. calcarata* (ambas del subgénero *Saccophora*); éste clado (23) está sustentado por el carácter 20: Porción plana del lóbulo (L: 4; ci: 50; ri: 60). En éste clado (23) el carácter 22: lóbulo inclinado hacia el tallo (L: 4; ci: 25; ri: 82) se comporta como una reversión, ya que el estado plesiomórfico (lóbulos inclinados hacia el tallo) está presente incluso en las especies de *Jubula*, ocurre un cambio en el clado de *F. mizutani* y *F. elephantum* (17) y luego ocurre la reversión en el clado *F. sublignosa* y *F. calcarata* (clado 23) y en *F. nodulosa*. El clado (6) está compuesto por especies de 5 subgéneros: *Rostratae*, *Australes*, *Amphijubula*, *Mammilosae* y *Microfrullania*. *F. perminuta* y *F. rostrata* del subgénero *Rostratae*, no forman un clado, al igual que *F. herzogii* y *F. parhami* que representan al subgénero *Microfrullania*. *F. mamillosa* representa al subgénero monotípico *Mamillosae*. Las especies del subgénero *Australes*, *F. errans* y *F. mizutani* tampoco forma un clado, *F. mizutani* se encuentra en posición más distal, formando un clado (18) con *F. elephantum*, única especie del subgénero monotípico *Huerlimannia* y *F. errans* se encuentra formando un clado (9) con *F. spruceana*, del subgénero *Amphijubula*,.

El nodo 4, que contiene el grupo en estudio (ingroup), está sustentado por siete carcateres (1, 2, 3, 7, 14, 24 y 26). El carácter 1: Ápice de las hojas (L: 6; ci: 16; ri: 70), el estado plesiomórfico es ápice agudo, la novedad evolutiva se presenta en la base del árbol (nodo 4), el cambio de estado es a ápice obtuso; sin embargo, se presentan varias reversiones, primera en el nodo 26 y la segunda en el nodo 37. El carácter 2: Línea de inserción de las hojas (L: 7; ci: 14; ri: 50), el estado plesiomórfico de este carácter es línea de inserción recta, la novedad evolutiva ocurre en el nodo 4; sin embargo, ocurre una reversión en el nodo 17, para luego presentar reversiones en géneros aislados.

El carácter 3: Inserción de las hojas (L: 7; ci: 28; ri: 68), El estado plesiomórfico es longitudinal, el cual se presenta en el grupo ajeno, y en el grupo interno se presentan dos estados: inserción oblicua e inserción transversal. La primera novedad evolutiva ocurre en el nodo 4, de longitudinal a transversal, y luego en el nodo 14 aparece la inserción oblicua. Este estado sufre una reversión a inserción transversal, en el nodo 29. El carácter 7: Presencia de ocelos en las células basales (L: 4; ci: 25; ri: 66), se ha usado como diagnóstico en algunos subgéneros de Asia; sin embargo este estudio muestra que aparece como una novedad evolutiva en el nodo 4, y sufre tres reversiones (nodos 12, 14 y 18). El carácter 14: Dientes laterales en anfigastros (L: 6; ci: 16; ri: 28), presenta como apomorfía la ausencia de estos, con reversiones en cuatro especies. El carácter 24: Relación largo/ancho de los lóbulos (L: 5; ci: 20; ri: 33), el estado plesiomórfico, lóbulos tan largos como anchos se encuentra en el grupo ajeno y ocurren 4 reversiones en el grupo interno. Carácter 26: Forma del estilo (L: 3; ci: 66; ri: 90), un carácter con tres estados claramente definidos, el estado plesiomórfico es la ausencia de estilo, con dos transformaciones, estilo laminar, como novedad evolutiva más basal y estilo filiforme; presenta una reversión en el nodo 6, ya que en *F. rostrata* es filiforme.

Algunos subgéneros que habían sido considerados como grupos bien definidos y claramente delimitados, aparecen en este cladograma como parafiléticos o polifiléticos; por ejemplo, el subgénero *Chonanthelia*, representado aquí por *F. riojaneirensis*, *F. neurota* y *F. dusenii*, resulta polifilético, con *F. riojaneirensis* más cercana al subgénero *Sacophora*. El subgénero *Diastaloba*, representado por *F. apiculata* y *F. caulisequa*, también aparece como polifilético. El subgénero *Frullania*, con *F. ericoides* y *F. eboracensis*, resulta parafilético.

Los valores de soporte de Bremer (bs) son bajos; los únicos nodos con valores altos son el nodo 4 y el nodo 29 con valores de 3, con bs de 2 se encuentran los nodos 14, 15, 18, 28 y 32, los demás nodos tiene un valor de bs de 1 (fig. 2). Esto quiere decir que hay 30 nodos que se colapsarían en un árbol con un paso más del encontrado (199). Sin embargo, el subgénero *Meteoriopsis* esá sustentado por dos caracteres, el carácter 36 (l: 1; ci: 100; ri: 100) que se comporta como una sinapomorfía y el carácter 4 (l: 3; ci: 66; ri: 93), ambos son dos caracteres muy importantes en la taxonomía y la sistemática del género *Frullania*.

El nodo 4 que contiene al grupo interno, el género *Frullania* s.l., se encuentra sustentado por bs de 3 y tres caracteres (14, 24 y 26). El clado 29 contiene a los subgéneros *Meteoriopsis* y *Thyopsiela*, con valores de bs de 3. El nodo 28, que incluye a *F. nodulosa* y *F. intermedia* (las especies del subgénero *Homotropantha*) con un bs de 2 y sustentado por la sinapomorfía 23: Dirección de la boca del lóbulo (L: 1; ci: 100; ri: 100).

Los índices de soporte de Bremer obtenidos se pueden explicar por la manera en que se calculó el índice, por un lado como solo se obtuvo un árbol más parsimonioso, no existen árboles de consenso, en los que se basa el cálculo del índice; por lo anterior en este análisis se recurre a los árboles subóptimos, de 200-204 pasos, es decir, árboles 1-5 pasos más largos.

Con el fin de explorar los cambios de estado de algunos caracteres que aparecen como ambiguos en el análisis, se utilizaron las opciones FAST y SLOW de WINCLADA, que corresponden a los métodos de optimización conocidos como ACCTRAN y DELTRAN (Wiley et al. 1991), respectivamente; El primero trata la transformación de un carácter tan en la base del árbol como sea posible. El efecto es favorecer las reversiones sobre los paralelismos. El segundo, DELTRAN, retrasa la transformación de un carácter, poniéndolo tan lejos de la raíz del árbol como sea posible y favorece los paralelismos.

Carácter 0: Relación largo/ancho de las hojas (L: 6; ci: 16; ri: 50).

Este carácter presenta ambigüedad en el nodo 22, debido a que *F. sublignosa* y *F. calcarata* presentan ambos estados del carácter. El estado plesiomórfico es una relación >2:1 y el estado apomórfico es la relación 1:1, sin embargo, ocurre una reversión, precisamente en el nodo 22. La optimización DELTRAN deja la reversión en el nodo 24, de tal manera que el estado plesiomórfico presente en *F. calcarata* aparece como un paralelismo.

Carácter 8: Forma de los anfigastros (L: 8; ci: 25; ri: 40).

Es un carácter difícil de interpretar, el estado plesiomórfico es anfigastros ovados, y los estados avanzados son oblongo-elípticos y reniformes, la primera novedad evolutiva ocurre en el nodo 6; la otra novedad (anfigastros reniformes) aparece de manera independiente en tres especies, *F. riojaneirensis*, *F. gaudichaudi* y *F. hedranta*, las cuales no forman un clado. A nivel del nodo 35 ocurre una reversión (oblongo-elípticos), en las especies *F. peruviana*, *F. dulimensis* y *F. grandifolia*. Este carácter además, presenta una ambigüedad en el nodo 21, debido a la distribución del estado 3, anfigastros reniformes; la optimización DELTRAN presenta este estado como paralelismos en las tres especies.

Carácter 9: Posición de los anfigastros (L: 7; ci: 14; ri: 53)

Este es un carácter polimórfico en 8 especies, incluyendo una de las especies del grupo ajeno, *J. pensylvannica*. La opción de optimización DELTRAN considera como plesiomórfico el estado anfigastros distantes; sin embargo, este estado sufre una reversión a nivel del nodo 27.

Carácter 10: Ápice de los segmentos de los anfigastros (L: 6; ci: 16; ri: 28)

También es un carácter polimórfico; aunque en éste si es posible establecer un estado plesiomórfico, ápice agudo, con una novedad evolutiva a nivel del nodo 15, y una reversión en el nodo 22. La optimización ACCTRAN favorece la reversión en el nodo 22.

Carácter 16: Ápice del primer anfigastro (L: 7; ci; 14; ri: 53)

Las ambigüedades que presenta este carácter se deben a la ausencia de información en varias especies: *F. dusseni*, *F. sublignosa* y *F. calcarata*. Aparece como estado plesimórfico el ápice agudo, con una reversión a nivel del nodo 25. Las optimizaciones no presentan variación.

Carácter 18: Primera hoja de las ramas (L: 5; ci: 20; ri: 66)

Aunque el carácter presenta ambigüedad por la ausencia de información en algunas especies, las hojas formadas por un solo lóbulo, parecen ser plesiomórficas, y el estado apomórfico, hojas formada por dos lóbulos. La novedad evolutiva ocurre a nivel del nodo 20; sin embargo; se hace necesario evaluar el estado de este carácter en las demás especies del subgénero *Diastaloba.*

Carácter 19: Forma de los lóbulos (L: 6; ci: 33; ri: 63)

Es un carácter multiestado; el estado clavado-cilíndrico aparece como plesiomórfico, con una reversión a nivel del nodo 27. En la parte media se presenta ambigüedad porque las especies presentan los otros dos estados, galeado y en forma de yelmo. La optimización DELTRAN favorece el paralelismo, dejando la novedad evolutiva a nivel del nodo 17, y el nodo 16 como un paralelismo.

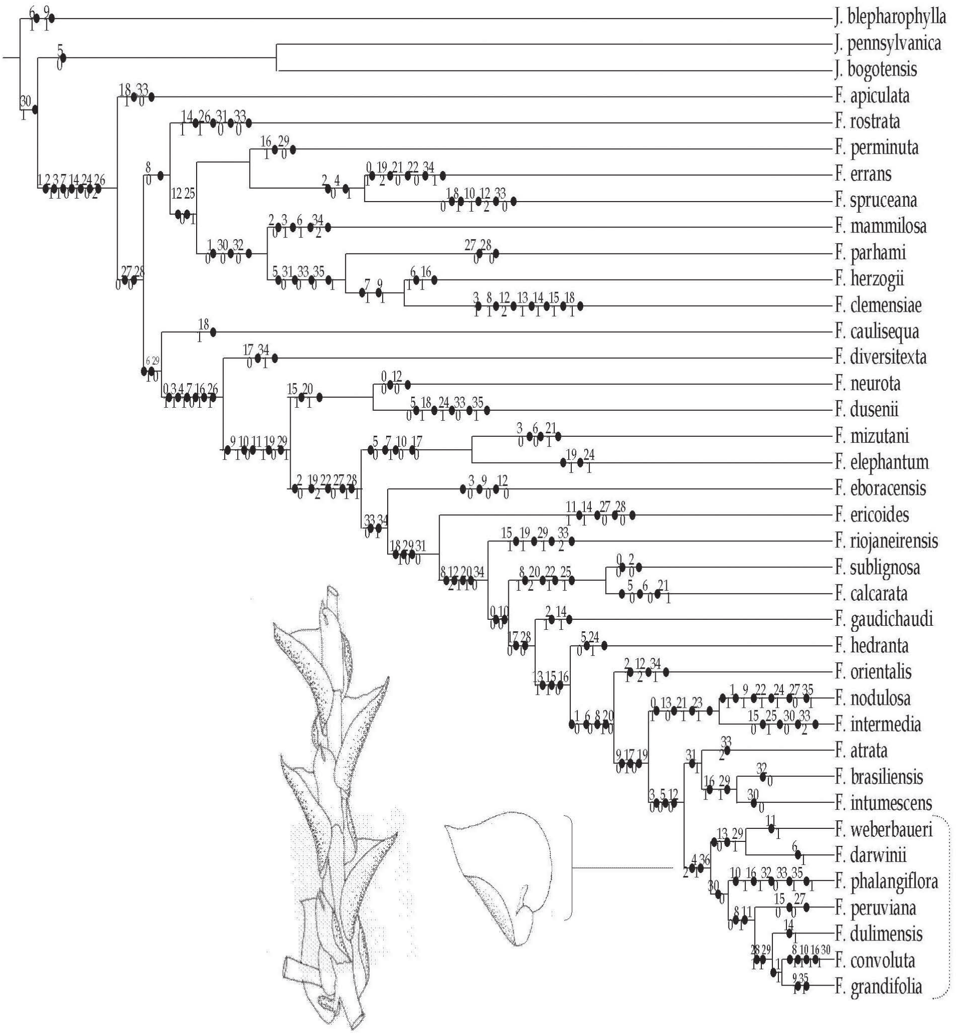
J. blepharophylla
J. pennsylvanica
J. bogotensis
F. apiculata
F. rostrata
F. perminuta
F. errans
F. spruceana
F. mammilosa
F. parhami
F. herzogii
F. clemensiae
F. caulisequa
F. diversitexta
F. neurota
F. dusenii
F. mizutani
F. elephantum
F. eboracensis
F. ericoides
F. riojaneirensis
F. sublignosa
F. calcarata
F. gaudichaudi
F. hedranta
F. orientalis
F. nodulosa
F. intermedia
F. atrata
F. brasiliensis
F. intumescens
F. weberbaueri
F. darwinii
F. phalangiflora
F. peruviana
F. dulimensis
F. convoluta
F. grandifolia

Figura 1. Cladograma (L: 199; CI: 23; RI: 61) donde se muestra la distribución de los caracteres y sus estados.

Carácter 24: Relación largo/ancho de los lóbulos (L: 5; ci: 20; ri: 33).

Es uno de los caracteres que sustenta el grupo en estudio (clado 4). El estado plesiomórfico es la relación 1:1, es decir lóbulos tan largos como anchos, el estado apomórfico es lóbulos más largos que anchos. Sin embargo, se presentan reversiones en *F. dusseni*, *F. elephantum*, *F hedranta* y *F. nodulosa*, todas especies de subgéneros diferentes.

Carácter 25: Superficie de los lóbulos (L: 3; ci: 33; ri: 71).

Sustenta el clado número 7, que contiene siete especies, todas de subgéneros diferentes, incluidas *F. spruceana*, *F. clemensiae*, *F. mamillosa* de los subgéneros monotípicos *Amphijubula*, *Steerea* y *Mamillosae*, respectivamente. A pesar de lo anterior el estado plesiomórfico, superficie mamilosa, se encuentra claramente en la base del árbol y presenta dos reversiones en *F. sublignosa* y *F. intermedia*.

Carácter 27: Brácteas del androecio (L: 7; ci: 14; ri: 40)

Este carácter y los siguientes presentan ambigüedad debido a la ausencia de datos en varias especies. El estado plesiomórfico sería espigas con más de cuatro series de brácteas, con una reversión en el nodo 17.

Carácter 28: Cabezuela del androecio (L: 6; ci: 16; ri: 54)

Al igual que el carácter anterior, las ambigüedades se presentan por ausencia de datos en varias especies.

Carácter 29: Forma de las ramas del ginoecio (L: 8; ci: 12; ri: 41).

A pesar de no tener información de siete de las especies estudiadas, con la optimización DELTRAN, aparece el estado plesiomórfico, forma de espiga y el apomórfico, forma de cabezuela, con varias reversiones y paralelismos.

Carácter 30: Margen de las brácteas del ginoecio (L: 6; ci: 16; ri: 28)

Un carácter con optimización ambigüa, debido a que en el grupo ajeno se presentan ambos estados; por lo tanto, es imposible determinar cuál es el estado plesiomórfico.

Carácter 31: Posición del ginoecio (L: 4; ci: 25; ri: 78)

El estado plesiomórfico del carácter es ginoecio terminal, la novedad evolutiva se presenta a nivel del nodo 20, y aparece una reversión en el nodo 30 que agrupa las especies del subgénero *Thyopsiella*. La optimización DELTRAN favorece la interpretación de un paralelismo en *F. rostrata* y *F. clemensiae*.

Carácter 32: Quillas en el perianto (L: 3; ci: 33; ri: 33)

Aunque se observa un estado plesiomórfico, quillas presentes, no es claro cual es el origen del estado apomórfico, ya que las quillas ausentes se encuentran distribuidas en varios nodos del árbol (*F. mammilosa*, *F. clemensiae*, *F. brasiliensis* y *F. phalangiflora*).

Carácter 33: Forma del perianto (L: 10; ci:20; ri: 33)

A pesar de la condición altamente homoplásica del carácter, se puede establecer como estado plesiomórfico el perianto piriforme, y apomórfico es estado oblongo. El estado 33-1 (perianto esférico) resulta ser una autoapomorfía de *F. phalangiflora*.

Carácter 34: Superficie del perianto (L: 6; ci: 33; ri: 0)

Este carácter también es altamente homoplásico. No es posible determinar cuál estado es plesiomórfico y cuál apomórfico. El carácter presenta tres estados, uno de ellos, superficie mamilosa, es una autoapomorfía de *F. mammilosa*. Por otra parte, la superficie tuberculada no está presente en un único clado.

Carácter 35: Posición del perianto (L: 5; ci: 20; ri: 0)

El carácter no presenta estados plesiomórfico y apomórfico, claramente establecidos, perianto exerto, se distribuye por todo el árbol, y el estado apomórfico aparece con múltiples orígenes, en *F. clemensiae*, *F. dusenii*, *F. nodulosa*, *F. phalangiflora* y *F. grandifolia*; únicamente las dos últimas especies son de un mismo subgénero *Meteoriopsis*, pero no forman un clado.

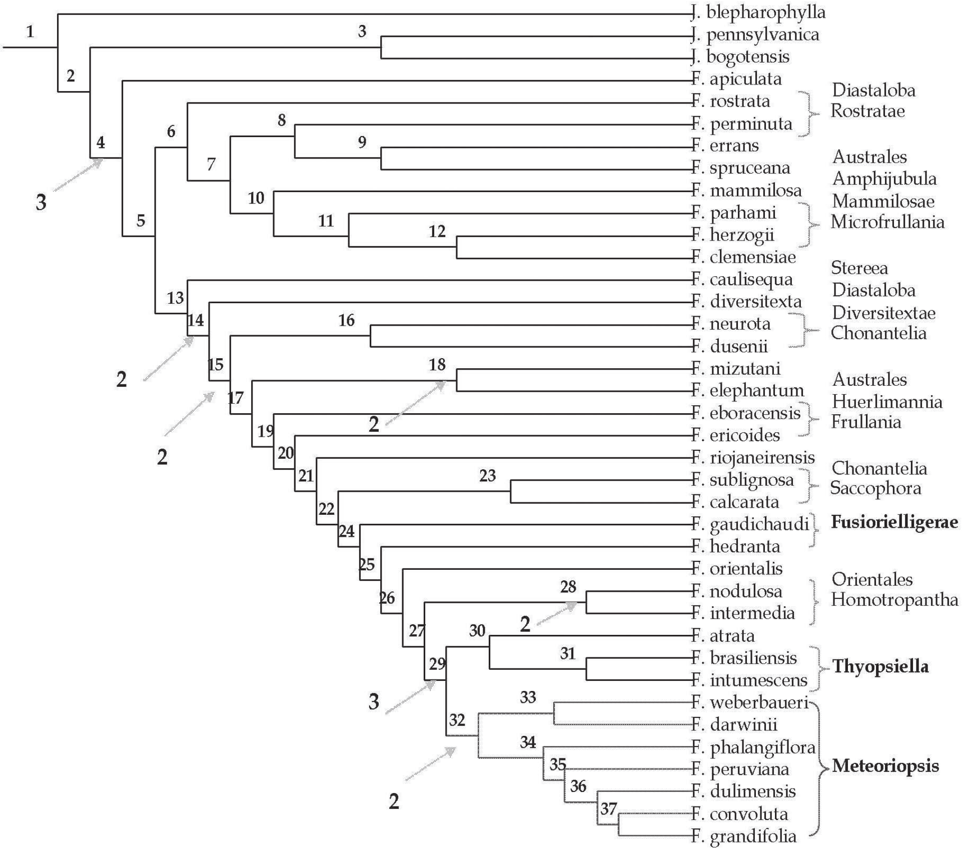
J. blepharophylla
J. pennsylvanica
J. bogotensis
F. apiculata
F. rostrata
F. perminuta
F. errans
F. spruceana
F. mammilosa
F. parhami
F. herzogii
F. clemensiae
F. caulisequa
F. diversitexta
F. neurota
F. dusenii
F. mizutani
F. elephantum
F. eboracensis
F. ericoides
F. riojaneirensis
F. sublignosa
F. calcarata
F. gaudichaudi
F. hedranta
F. orientalis
F. nodulosa
F. intermedia
F. atrata
F. brasiliensis
F. intumescens
F. weberbaueri
F. darwinii
F. phalangiflora
F. peruviana
F. dulimensis
F. convoluta
F. grandifolia
Diastaloba
Rostratae
Australes
Amphijubula
Mammilosae
Microfrullania
Stereea
Diastaloba
Diversitextae
Chonantelia
Australes
Huerlimannia
Frullania
Chonantelia
Saccophora
Fusiorielligerae
Orientales
Homotropantha
Thyopsiella
Meteoriopsis
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
3
2
2
2
2
3
2

Figura 2. Cladograma mostando la numeración de los nodos (ver descripción de cladogramas en el texto). Los valores indicados con flechas verdes son los valores de soporte de Bremer. (Valores menores de dos no son mostrados).

TRATAMIENTO TAXONÓMICO

Frullania Raddi subgénero ***Meteoriopsis*** Spruce, Trans. & Proc. Bot. Soc. Edinburgh 15: 37. 1884. Lectótipo: *Frullania peruviana* Gottsche (Uribe & Gradstein, 2003)

Plantas dioicas, usualmente delgadas, largas, de hasta 20 cm de longitud, usualmente de hábito péndulo, algunas adpresas al sustrato (*F. weberbaueri*), de color marrón rojizo a negro, algunas veces las partes más jóvenes son de color rojo-amarillento, simplemente pinnadas o bipinnadas. **Ramas** de tipo *Frullania*, abundantes, las ramificaciones son de tipo excurrente (Thiers, 1985), aunque en *F. weberbaueri* el tipo de ramificación es delicuescente. **Tallos** de color marrón oscuro a negro, generalmente teretes, aunque algunas veces pueden estar comprimidos dorso-ventralmente. **Hojas** generalmente imbricadas, convolutas alrededor del tallo cuando secas y cuando húmedas, ovadas a casi redondeadas de 800-1600 x 600-1250 µm, ápice redondeado, agudo, acuminado a largo-acuminado, margen entero o dentado, algunas veces ondulado, base con dos aurículas, grandes, ocasionalmente superpuestas, las cuales pueden ser simétricas o asimétricas. **Células de las hojas**: apicales de 10-25 x 7-18 µm, mediales de 15-30 x 7-20 µm (con exepción de *F. darwinii* donde son isodiamétricas en las demás son más largas que anchas), basales de 25-45 x 10-25 µm. **Lóbulos** cilíndricos a largo-cilíndricos o clavados, contiguos y pararlelos al tallo, ocasionalmente se presenta aplanados dorso-ventralmente, de 240-550 x 50-230 µm. **Estilo** filiforme, erecto, de 3-4 células de longitud, con una papila hialina terminal. **Anfigastros** distantes o imbricados, ovados, oblongos a largo-elípticos, de 780-1350 x 210-800 µm, con márgenes enteros o dentados, planos o recurvados, bífidos entre 1/4 y 1/5 de su longitud, segmentos obtusos o agudos, base con aurículas o sin ellas. **Apéndices de las ramas**: Primer anfigastro profundamente dividido en dos segmentos, uno ventral lanceolado, inserto en la unión entre la rama y el tallo principal, con ápice obtuso o agudo, ocasionalmente puede presentar un diente lateral, pequeño, ubicado en la porción basal, y un segmento dorsal, casi siempre sacciforme, cilíndrico o clavado, adherido a la base del segmento ventral; la primera hoja de las ramas consta de dos segmentos, generalmente sacciformes, cilíndricos o clavados y ocasionalmente uno de ellos es explanado. **Androecio** sobre ramas laterales, en forma de cabezuela globosa u oblonga, brácteas en 3-7 series. **Ginoecio** sobre ramas laterales cortas o largas, de hasta 4 mm de longitud; brácteas y bractéolas enteras o dentadas. **Perianto** obovoide, clavado o esférico y globoso, liso, con tres quillas, la ventral, generalmente más desarrollada que las laterales, con un pico terminal. **Cápsula** esférica, con paredes con engrosamientos intermedios nodulosos.

El subgénero *Meteoriopsis* es de distribución neotropical, desde México en el norte, hasta Bolivia como límite más septentrional. Las especies más ampliamente distribuidas son *Frullania convoluta* y *F. peruviana*, la cuales abarcan todo el rango, mientras que las demás especies son de distribución más restringida. Es probable que esta situación se deba a que las especies no han sido suficientemente coleccionadas. Así, por ejemplo, la distribución de *F. phalangiflora*, conocida de Honduras, Venezuela, Ecuador y Bolivia, podría sugerir que su ausencia en Colombia y Perú se debe a falta de colecciones. El mayor número de especies, cinco, se concentra en Ecuador, principalmente en las Islas Galápagos, donde crecen cuatro de las siete especies del subgénero. Las especies de *Meteoriopsis* se encuentran principalmente en bosques de las zonas andina y alto-andina, es decir entre los 1100 y los 3800 m. Es interesante notar que las especies de las islas Galápagos están a altitudes menores, entre 300 y 750 m, debido al efecto Massenerhenbung (Frahm & Gradstein, 1991), según el cual en ambientes de islas los cinturones altitudinales se encuentran por debajo de los continentales.

Clave para las especies del subgénero *Meteoriopsis*.

1. Hojas y anfigastros con márgenes dentados ……….............……….**3 *F. dulimensis***
1’ Hojas y anfigastros con márgenes enteros.... 2

2. Ápice de las hojas redondeado a obtuso..3
2. Ápice de las hojas agudo, acuminado o apiculado..4

3. Anfigastros suborbiculares, imbricados; brácteas del ginoecio dentadas; perianto incluido………........……**4 *F. grandifolia***
3’ Anfigastros ovados, distantes; brácteas del ginoecio enteras; perianto exerto………...….....…………**1 *F. convoluta***

4. Anfigastros elípticos a oblongo-elípticos y sin aurículas…................… **5 *F. peruviana***
4’ Anfigastros ovados con aurículas en la base………………........……………………..5

5. Aurículas de los anfigastros de hasta 100 µm de longitud; células mediales de las hojas isodiamétricas; segmento ventral del primer anfigastro de las ramas agudo…………………........……**2 *F. darwinii***
5’ Aurículas de los anfigastros de más de 150 µm de longitud; células mediales de las hojas más largas que anchas…...........……………6

6. Anfigastros con márgenes recurvados y segmentos obtusos; base de las hojas asimétrica…...…..…...... **6 *F. phalangiflora***
6’ Anfigastros con márgenes planos y segmentos agudos; base de las hojas simétrica…………….....…. **7 *F. weberbaueri***

1. ***Frullania convoluta*** Lindenb. & Hampe. Linnaea 24: 303. 1851. Tipo: Costa Rica, Turrialba, *Oersted* s.n. (holótipo, G 20612; isótipos, BM 728470, BM 728471, G 20611) (Figuras 3 y 4)

Frullania longipinna Steph., Sp. Hepat. 4: 534. 1911. *syn. nov.* Tipo: Colombia, Páramo de Ocaña, *Pehlke* s.n. (holótipo, G 13643).
Frullania herzogiana Steph., Sp. Hepat. 4: 673. 1911. *Frullania controversa* Beauverd ex Steph., Sp. Hepat. 6: 549. 1924. nom. illegit. *syn. nov.* Tipo: Bolivia, Rio Blanco, *Herzog* s.n. (holótipo, G s.n.).

Plantas muy delgadas, de 12-16 cm de longitud y 1 mm de ancho incluidas las hojas, de color marrón-rojizo intenso, las partes jóvenes son de un color más claro, bipinadas, hábito de crecimiento péndulo. **Ramas** abundantes, cercanas entre sí, cortas, de 2-4 cm de longitud, de tipo *Frullania*. **Tallos** de color marrón oscuro a negro, comprimidos dorso-ventralmente, de 100-150 µm de ancho en sección transversal. **Hojas** imbricadas, convolutas alrededor del tallo cuando secas y cuando húmedas, simétricas, ovadas, de (925-)1050-1150 x 1050-1225 µm, ápice ampliamente redondeado, margen entero, base auriculada, con dos aurículas, no conniventes. **Células de las hojas**: apicales de 12-17 x 7-17 µm, las mediales de 25-30 x 7-12 µm, y las basales de 25-30 x 22-25 µm, células con paredes muy gruesas y sinuosas, trígonos conspicuos y engrosamientos intermedios. **Lóbulos** contiguos y paralelos al tallo, largo-cilíndricos a clavados, aplanados dorso-ventralmente, de 260-310 x 100-120 µm. **Estilo** filiforme, erecto, de tres células de longitud, con una papila terminal, hinchada (27 µm). **Anfigastros** distantes, ovados, de 800-925 x 400-480 µm, 4.5 veces más anchos que el tallo, con márgenes recurvados en la parte media, bífidos, hasta 1/4-1/5 de su longitud, segmentos obtusos, separados entre sí, seno angosto, algunas veces levemente ampliado, base auriculada, aurículas muy pequeñas, hasta 20 µm de longitud. **Apéndices de las ramas**: Primer anfigastro profundamente dividido en un segmento ventral, entero, lanceolado, con ápice redondeado y un segmento dorsal, sacciforme, clavado a cilíndrico; la primera hoja de las ramas consta de un segmento lanceolado, profundamente reducido que corresponde al lobo y un lóbulo sacciforme, cilíndrico. **Dioica**. **Androecio** sobre ramas laterales, oblongo, 5-7 series de brácteas. **Ginoecio** sobre ramas laterales, de hasta 3 mm de longitud; brácteas y bractéolas enteras. **Perianto** obovoide a clavado, exerto hasta 2/3 de su longitud, 3-quillado, la quilla ventral más ancha, con un pico terminal. **Cápsula** esférica, exerta, paredes externas con engrosamientos secundarios nodulosos.

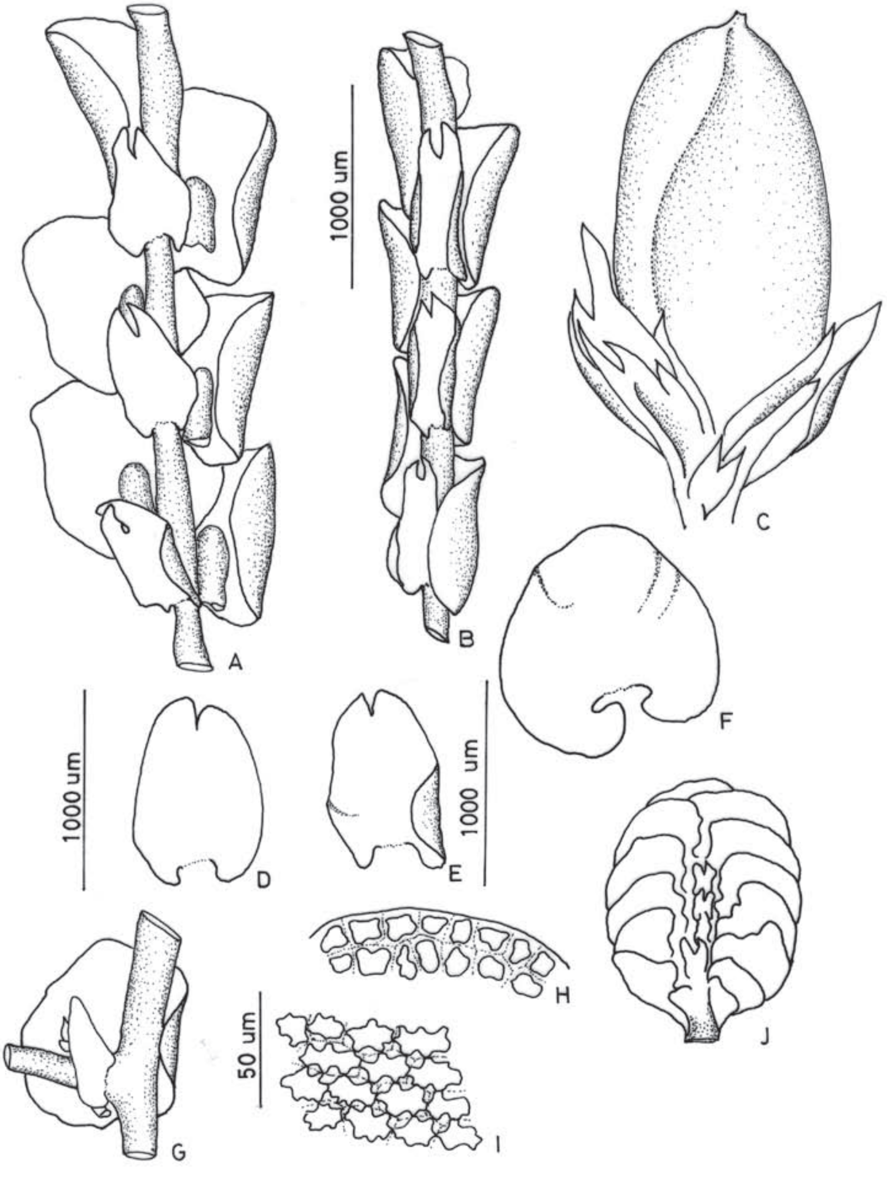

Figura 3. *Frullania convoluta* Lindenb. & Hampe. A y B. Hábito de la planta por la cara ventral, mostrando las hojas convolutas alrededor del tallo. C. Perianto. D. y E. Anfigastros. F. Hoja. G. Ramificación, mostrando el primer anfigastro con segmento dorsal laminar con ápice redondeado y segmento ventral sacciforme. H. Células apicales de las hojas. I. Células mediales de las hojas. J. Cabezuela del androecio. (A, C y F tomadas del ejemplar tipo de *F. longipinna* Steph. B, D, E, G, H, I, J del ejemplar tipo de *F. convoluta* Lindenb. & Hampe).

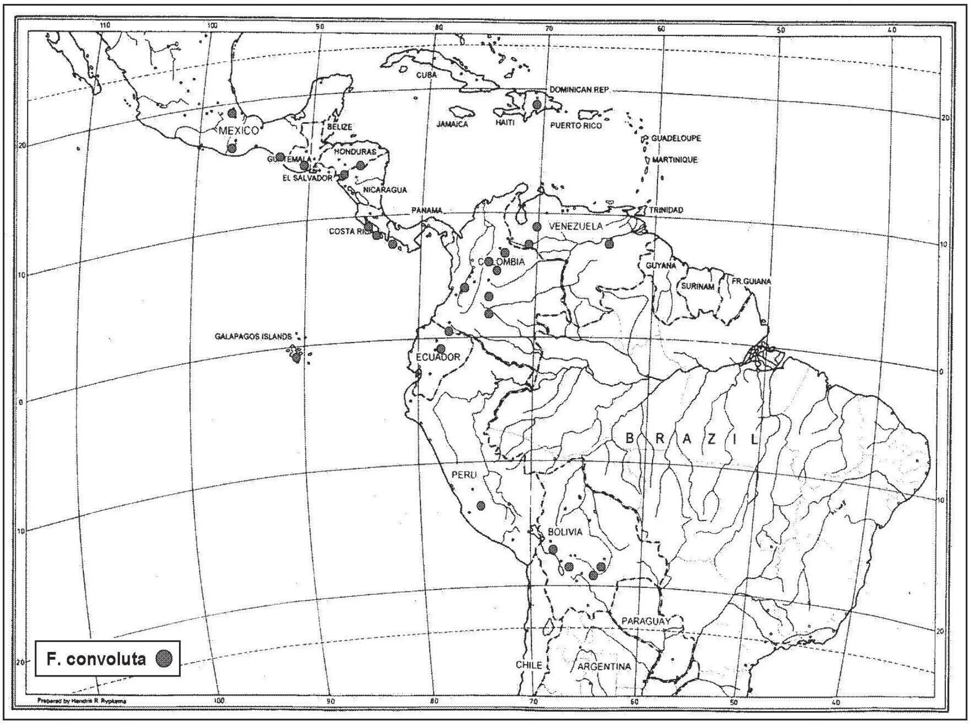
110
100
90
80
70
60
50
40
CUBA
DOMINICAN REP.
JAMAICA
HAITI
PUERTO RICO
GUADELOUPE
MARTINIQUE
MEXICO
BELIZE
GUATEMALA
HONDURAS
EL SALVADOR
NICARAGUA
TRINIDAD
PANAMA
COSTA RICA
VENEZUELA
COLOMBIA
GUYANA
SURINAM
FR.GUIANA
GALAPAGOS ISLANDS
ECUADOR
B R A Z I L
PERU
BOLIVIA
PARAGUAY
CHILE
ARGENTINA
20
10
0
10
20
F. convoluta ●
Prepared by Hendrik R. Rypkema

Figura 4. Distribución de *Frullania convoluta* Lindenb. & Hampe.

Diferenciación. *Frullania convoluta* es muy afín a *F. grandifolia*, de la cual se puede diferenciar por que la primera presenta anfigastros ovados y cuatro o más veces más anchos que el tallo, distantes y con segmentos obtusos, el perianto es exerto y la primera hoja de las ramas esta formada por un lóbulo sacciforme y un segmento triangular, plano, mientras que *F. grandifolia* presenta los anfigastros suborbiculares, imbricados, con segmentos agudos, el perianto es incluido y la primera hoja de las ramas esta formada por un lóbulo sacciforme.

Comentarios. Stephani (1911) describió *Frullania herzogiana* con base en un ejemplar de Herzog, colectado en Bolivia; sin embargo, en el ejemplar tipo dejó una anotación manuscrita con el nombre *F. controversa*, nombre que fue validado por Beauverd (1924), quien no tuvo en cuenta que el ejemplar ya había sido utilizado como tipo para otra especie, por lo tanto es un nombre ilegítimo. El ejemplar de Herzog es una mezcla de *Frullania peruviana* Gottsche y *Frullania convoluta* Lindenb. & Hampe; sin embargo, ambos nombres, *F. controversa* y *F. herzogiana*, se tratan como sinónimos de *F. convoluta* porque es claro que en ambas descripciones se está tratando el ejemplar de *Frullania convoluta* Lindenb. & Hampe.

Distribución. *Frullania convoluta* está ampliamente distribuida en el neotrópico, desde México hasta Bolivia, principalmente en bosque montanos bien conservados, entre (150-)1250-3820 m; como se explicó antes, las menores alturas se presentan en las Islas Galápagos y las mayores en los páramos andinos.

Ejemplares examinados. MÉXICO. **Chiapas**: Reserva Yerba Buena, 2130 m, 16 nov 1988, *Breedlove 71410* (MO); 3 km al oeste de Tzicao (55 km al este de Comitán), 1250 m, 16 May 1973, *Held & al. HH51* (GOET). **Oaxaca**: Totitlan, 2250 m, 4 sep 1966, *Düll 29A* (MO). **Veracruz**: 30 Km NW Jalapa, 2050-2200 m, 15 oct 1966, *Düll 50* (MO). **GUATEMALA**. **Alta Vera Paz**, Coban, 4600 ft, mar 1879, *Türkheim 412* p.p. (GOET); Coban 1350 m, may 1908, *Türnheim 6075* (NY). **HONDURAS**. **Comayagua**: Cordillera de Montecillos, Montaña de San Juanillo, entre el Cerro San Juanillo y La Danta, 1800-1900 m, 7 nov 1991, *Allen 11035* (MO); El Plan a El Cerro El Maneadero, 11 Km E del Lago Yojoa, 1800-1900 m, 11 mar 1993, *Allen 13853* (MO); 1740-2040 m, 12 mar 1993, *Allen 13907* (MO); 2020 m, 12 mar 1993, *Allen 13938* (MO). **Olancho**: Sierra de Agalta, La Chorrera, río Lara, 1100-1800 m, 29, 30 may 1992, *Allen 12527* (MO), *12539* (MO). **COSTA RICA**. **Alajuela**: Viento Fresco, 1600-1900 m, 13 feb 1926, *Standley & al. 47890* (US). **Cartago**: La Georgina de Villa Mills, km 95 carretera Interamericana, 2990 m, 11 ene 1986, *Kappelle MK650* (GOET). **Heredia**: Cerros de Zurqui, NE de San Isidro, 2000-2400 m, 3 mar 1926, *Standley & Valerio 50434* (US); Entre San Rafael y Río Las Vueltas 2020-2040 m, 4 sep 1979, *Stevens 13956* (MO). **San José**: Alto la Palma, 1500 m, 3 feb. 1979, *Griffin III & al. A 26* (MEXU); Camino a la Hondura, 30 km NE de la universidad, 1400 m, 28 ago 1973, *Griffin III & al. 375* (MEXU, NY); Cerca de Coliblanco, 1950 m, 30 abr-2 may 1906, *Maxon 229* (NY); cerca de La Palma, 1450-1550 m, 6-8 may 1906, *Maxon 399* (NY), *472* (NY); vía La Hondura, 1500-1700 m, s. d. *Maxon 2871* (GOET, MO, NY);; La Hondura, 1300-1700 m, 2-4 mar 1924, *Standley 36318* (US);; La Palma, 1600 m, 17 mar 1924, *Standley 38008* (US); La Palma, jul 1895, *Tonduz 15537* (NY). **Puntarenas**: Las Cruces, 1200 m, s/f, *Gómez 25360* (MO); Reserva Biológica Monteverde, 1550 m, 9 nov 1993, *Gradstein 9437*, *9462* (GOET); Reserva Monteverde, 1500-1550 m, 9 jul 1992, *Ingram & al. 1485* (GOET). **Sin localidad**: s. d. *Aerst*. s/n (BM728470). **PANAMÁ**. Cantón de P. I. **La Amistad**: 3335 m, 12 feb 1995, *Dauphin & al. 1546* (GOET). **REPÚBLICA DOMINICANA**. **La Vega**: Arroyo Los Flacos, 14 km S de Valle Nuevo, 7400 ft, 15 may 1982, *Steere s. n.* (NY). **COLOMBIA**. **Boyacá**: Páramos al noroeste de Belén, cabeceras de la quebrada Minas, hoya Cuchilla Larga, 3820 m, 28 feb 1972, *Cleef 1998b* (COL, GOET); vereda San José de la Montaña, Alto de las Cruces, cabecera de la quebrada El Toral, 3765 m, 6 mar 1972, *Cleef 2286* (COL, GOET); Sierra Nevda del Cocuy, Ritacuba, 3800 m, 4 ago 1957, *Grubb & al. B. 119* (BM 728455). **Cundinamarca**: La Vega, ene 1907, *Apollinaire s. n.* (NY); Páramo de Sumapaz, Chisacá, cabecera del río Santa Rosa, Laguna Negra, 3850 m, 11 dic 1971, *Cleef 195b*; páramo de Sumapaz, Alto Caicedo, entre Andabobos y Media Naranja, 3900 m, 23 mar 1972, *Cleef & al. 2616* (COL, GOET); páramo de Cruz Verde, Alto de la Viga, 3620 m, 11 abr 1972, *Cleef 2793* (COL, GOET), *2795d* (COL, GOET); páramo de Cruz Verde, camino real entre Laguna El Verdón y La Viga, 3450 m, 23 abr 1972, *Cleef & al. 3102* (COL, GOET), 3126 (COL, GOET); páramo de Palacio, 3600 m, s. d. *Florschütz 3846a* (COL, GOET); páramo de Palacio, 3600 m, s. d. *Florschütz 3867* (COL, GOET); Municipio de La Calera, Hda. La Siberia, páramo de Palacio, 3470 m, 22 jul 1965, *King & al. C-1021* (US); El Boquerón, páramo, ca. 3400 m. 1929, *Troll 2094* (NY); municipio de Guasca, páramo de Guasca, 3200-3400 m, sep 1984, *Zanten & al. 112* (COL, GOET). **Meta**: Páramo de Sumapaz, hoya de la quebrada Sitiales, cerca de la Laguna La Primavera, 3550 m, 26 ene 1972, *Cleef 1071* (COL, GOET); páramo de Sumapaz, cerro Nevado del Sumapaz hacia el Alto del Buque, 3635 m, 29 ene 1972, *Cleef 1222* (COL, GOET). **Nariño**: Pasto, Chachagüí, Bosque El Común, 2450 m, 21 abr 1990, *Ramírez 2402* (MO). **Norte de Santander**: 20 km al sur de Abrego, Las Jurisdicciones (Cerro de Oroque), 3700-3960 m, *García-Barriga & al. 19760* (US). **Risaralda**: Municipio de Santa Rosa de Cabal, valle de la quebrada Betania, hacienda La Sierra, 3755 m, 25 ene 1980, *Reenen & al 865* (COL, GOET); municipio de Santa Rosa de Cabal, cerca de la hacienda La Sierra, 3700 m, 15 sep 1985, *Wolf 15* (COL, GOET). **Santander**: Al sur de la laguna La Jequera, páramo entre el valle del río Susa y Coromoro, 3730 m, 29 nov 1967, *Hammen & al. 2429* (COL, GOET). **VENEZUELA**. **Bolívar**: Distrito Pilar, Macizo de Chimantá, 2200 m, 30 ene 1983, *Steyermark & al. 128363* (MO). **Lara**: Parque Nacional Yacambú, Sierra de Portuguesa, 1400-1900 m, 20-24 may 1978, *Griffin, III & al. 203* (MO). **Mérida**: Páramo de Mariño, N de Tovar, cerca de la Laguna de Mariño, 1600 m, 9 feb 1985, *Griffin, III & al. PV-766* (MO); Parque Nacional Sierra Nevada, 2 Km. al sur de Mérida, 2550-2650 m, 31 ago 1995, *Nelly & al. 10962* (GOET). **ECUADOR**. **Carchi**: 12 km N de El Ángel, 3730 m, 22 dic 1983, *Buck 10242* (NY); Páramo El Ángel, 3400 m, 3 abr 1976, *Gradstein & al. 3373* (GOET). **Galápagos**: Volcán Alcedo, Isabela, 3120 ft, abr 1975, *Werff 2004* (GOET). **PERÚ**. **Junin**: Cerca de Carrizales, camino Satipo-Huancayo, 12000 ft, 9 jul 1976, *Dumont & al. 1109* (NY). **BOLIVIA**. **Cochabamba**: Chapare, Yungas de Espíritu 3, Serranía Callejas, río Sittiquira Mayu, 3100 m, 1 dic 1985, *Lewis 85-1699* (LPB). **La Paz**: Nor Yungas, límites del Ingenio San Luis, camino a Yungas, 3740 m, 13 ago 1995, *Capra 273* (GOET). **Santa Cruz**: Manuel M. Caballero, 15 E de Siberia, 2500 m, 9 sep 2002, *Churchill & al. 21964* (MO); **Vallegrande**: Guapural, 2150 m, 27 feb 2002, *Churchill & al. 21219* (MO).

Frullania darwinii Gradst. & Uribe. Cryptogamie, Bryologie 25(4): 297-301. 2004. Tipo: Ecuador, Islas Galápagos, Isabela, Cerro Azul, 350-500 m, 24 abr 1976, *Gradstein & Sipman*, H-450, (holótipo, U; isótipos, COL, GOET) (Figuras 5 y 7)

Plantas delgadas, de hasta 18 cm de longitud y 1.8 mm de ancho, incluidas las hojas, de color marrón rojizo, irregularmente pinnadas, habito de crecimiento péndulo. **Ramas** frecuentes, cortas, hasta 5 cm de longitud, de tipo *Frullania*. **Tallos** de color negro, teretes, hasta 190 µm de ancho en sección transversal. **Hojas** imbricadas, convolutas alrededor del tallo cuando secas y cuando húmedas, asimétricamente (sub) ovadas, cóncavas, de 1500-1525 x 1100-1175 µm, ápice corto apiculado, algunas veces levemente recurvado, margen entero, base dorsal auriculada, arqueada sobre el tallo, base ventral auriculada, aurícula ventral más pequeña que la dorsal, línea de inserción levemente curvada. **Células de las hojas**: apicales 20-25 x 10-15 µm, mediales isodiamétricas de 12-15 x 12-15 µm, basales 27-37 x 17-22 µm, células con paredes gruesas, sinuosas, con trígonos conspicuos y engrosamientos intermedios. **Lóbulos** contiguos y paralelos al tallo, cilíndricos a largo-cilíndricos, de 240-290 x 70-120 µm. **Estilo** filiforme, erecto, de cuatro células de longitud, con papila hialina terminal. **Anfigastros** contiguos, rectangulares a subcuadrados, de 925-975 x 700-725 µm, hasta 3 veces más anchos que el tallo, margen entero, plano, bífidos hasta ¼ de su longitud, segmentos agudos u obtusos, divergentes, con seno amplio, base auriculada, aurículas cortas, 60-80 µm, línea de inserción levemente curvada. **Apéndices de las ramas**: Primer anfigastro dividido hasta la base en un segmento ventral, triangular, entero, lanceolado con ápice agudo y un segmento dorsal, sacciforme; primera hoja de las ramas transformada en dos lóbulos sacciformes. **Dioica**. **Androecio** sobre ramas cortas, capitado, 750 µm de longitud, brácteas en 4-5 series. **Ginoecio** sobre ramas laterales cortas, brácteas y bractéolas en cuatro series, brácteas bífidas, con margen entero. **Perianto** exerto en 2/3 de su longitud, obovoide a clavado, liso, claramente 3-quillado, con un amplia quilla ventral, con un pico corto.

Diferenciación. *Frullania darwinii* es muy afín a *F. phalangiflora* de la que se puede diferenciar por sus anfigastros con márgenes planos, porque las aurículas en la base de los anfigastros son más pequeñas (60-80 µm en *F. darwinii*, 180-225 µm en *F. phalangiflora*), y porque el perianto es clavado en la primera y globoso en la segunda. También se puede confundir con *F. weberbaueri* de la cual se diferencia por el tamaño mucho mayor de las aurículas de los anfigastros (200-300 µm) y por las células mediales de las hojas que son isodiamétricas en *F. darwinii* y alargadas en *F. weberbaueri*.

Comentarios. El nombre *Frullania darwinii* fue propuesto por Gradstein (Gradstein & Weber, 1982) para una especie de *Frullania* de las islas Galápagos; sin embargo no realizó una diagnosis, ni descripción, ni ilustración de la especie. Debido al número de especies del subgénero *Meteoriopsis* presentes en el archipiélago (*F. convoluta*, *F. peruviana* y *F. phallangiflora*), inicialmente se consideró la posibilidad de que la especie propuesta por Gradstein correspondiera a alguna de ellas; no obstante, el examen detallado de los ejemplares asignados a *F. darwinii* permitió concluir que efectivamente se trata de una nueva especie y que pertenece al subgénero *Meteoriopsis*. El nombre ha sido válida y efectivamente publicado en Uribe (2004b).

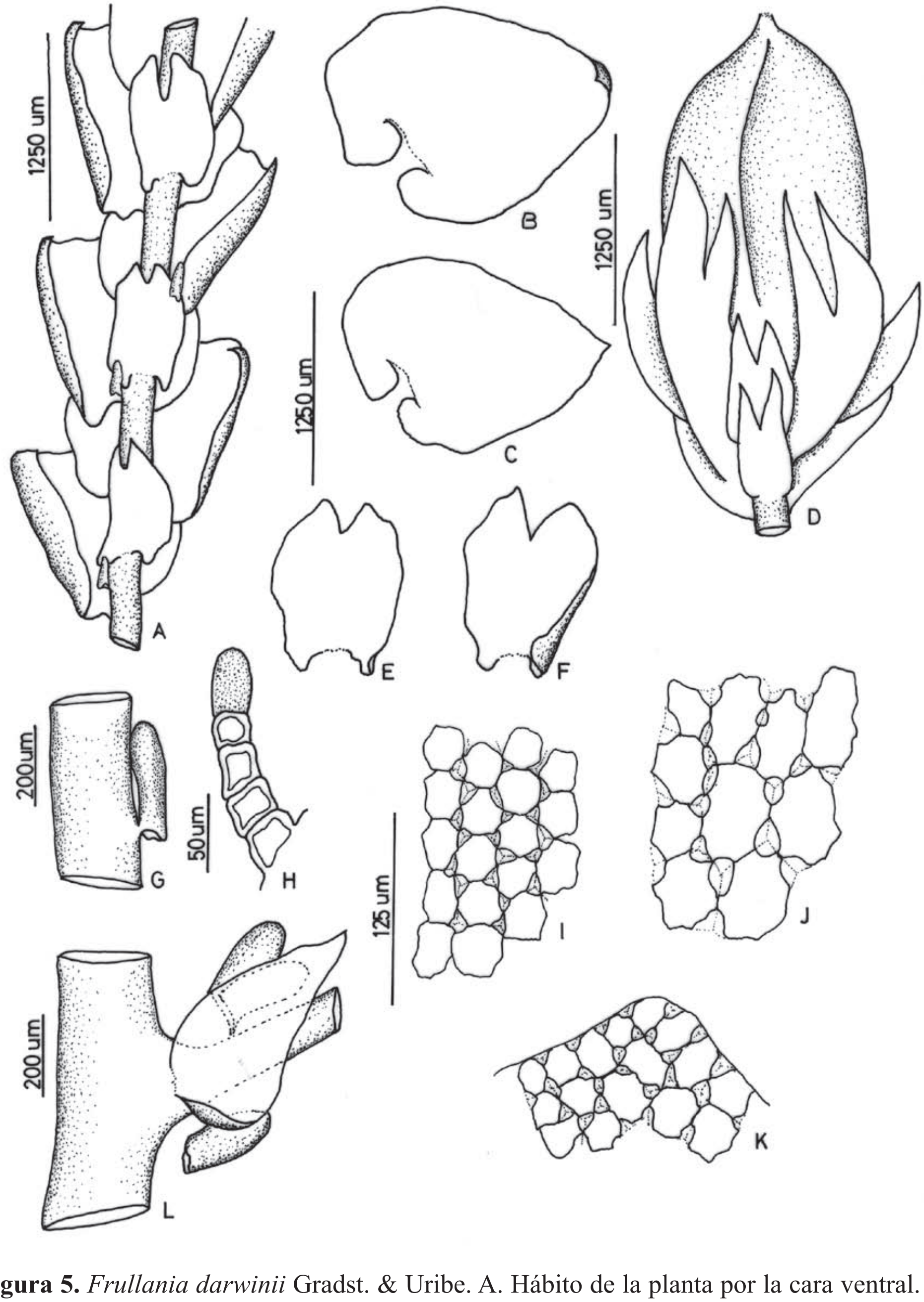
1250 um
1250 um
1250 um
A
B
C
D
E
F
200um
G
50um
H
125 um
I
J
K
200 um
L

Figura 5. *Frullania darwinii* Gradst. & Uribe. A. Hábito de la planta por la cara ventral. B. y C. Hojas. D. Perianto. E. y F. Anfigastros. G. Lóbulo ventral y porción de tallo. H. Estilo. I. Células mediales de las hojas. J. Células basales. K. Células apicales. L. Ramificación, mostrando el primer anfigastro con segmento ventral laminar, con ápice agudo y segmento dorsal sacciforme; primera hoja transformada en 2 segmentos sacciformes. (Todas tomadas del ejemplar tipo de *F. darwinii* Gradst. & Uribe).

Distribución. Especie endémica de las islas Galápagos, presenta una amplia distribución en el archipíelago. Es interesante anotar que *F. darwinii* ha sido encontrada en cuatro islas del archipiélago (Floreana, Rábida, San Cristóbal y Santa Cruz), pero no ha sido registrada aún en Isabela, la mayor de las islas y en donde sí crecen las otras tres especies del subgénero. Se distribuye altitudinalmente entre 250 y 650 m.

Ejemplares examinados. ECUADOR. **Galápagos**. **Floreana**: 250-300 m, 24 Apr. 1976, *Gradstein H149* (COL, GOET, U). **Rábida**: 1905-1906, *Stewart 3395* (GOET, U). **San Cristobal**: near El Progreso village, 250-300 m, 19 Jan. 1970, *Balazs 12B* (GOET, U); west of El Junco, 550 m, 21 May 1976, *Gradstein & al. H248* (GOET, U). **Santa Cruz**: 600-650 m, 17 Apr. 1976, *Gradstein & al. H98* (GOET, U); NW Academy Bay, 400 ft, 16 Feb. 1939, *Taylor TT 61* (GOET, U).

Frullania dulimensis Uribe. Cryptogamie, Bryologie 27(3): 309-312. Tipo. Colombia, Tolima, Ibagué, Corregimiento Juntas, vía Boquerón, 3200 m, 27 mar 1986, *Esquivel 3422* (holótipo TOLI, Isótipo COL).

(Figuras 6 y 7)

Plantas de gran tamaño, hasta 16 cm de longitud y 1 mm de ancho incluidas las hojas, de color rojizo a marrón-rojizo, irregularmente pinnadas, con hábito de crecimiento péndulo. **Ramas** frecuentes, de tipo *Frullania*, hasta 10 cm de longitud. **Tallos** de 70-120 µm de ancho en sección transversal. **Hojas** imbricadas, convolutas alrededor del tallo cuando secas y cuando húmedas, simétricamente ovadas, planas, 1300-1500 x 1550-1600 µm, ápice corto-apiculado, algunas veces levemente ondulado, márgenes dentados, principalmente hacia el ápice, dientes cortos de una o dos células de longitud, base dorsal auriculada, arqueada sobre el tallo, base ventral auriculada, línea de inserción recta o levemente curvada. **Células de las hojas:** apicales (17-)20-25 x 10-15 (-17) µm, mediales (25-)27-32 x 15-17(-20) µm, basales 32-42(-47) x (12-)15-17(-20) µm, células con paredes gruesas, sinuosas, trígonos conspicuos, engrosamientos intermedios presentes. **Lóbulos** cilíndricos a clavados, 340-450 x 160-220 µm, contiguos y paralelos al tallo. **Estilo** filiforme, erecto, de tres células de largo, con papila hialina terminal, de 45 µm. **Anfigastros** ovados a largo-rectangulares, distantes, hasta dos veces más anchos que el tallo, 540-600 x 250-280 µm, márgenes dentados, planos o incurvados, bífidos hasta ½ de su longitud, segmentos agudos, base con aurículas cortas, aurículas muy pequeñas, de 20-25 µm, línea de inserción levemente curvada. **Apéndices de las ramas:** primer anfigastro de las ramas (BUL1) dividido hasta la base en en un segmento ventral largo-ovado, dentado, bífido hasta ½, con márgenes incurvados y un segmento dorsal sacciforme; primera hoja de las ramas (BL1) transformada en un lóbulo ventral sacciforme y un segmento dorsal lanceolado, con márgenes dentadas. **Plantas dioicas. Androecio** sobre ramas cortas o largas, capitadas o en espigadas, hasta 1250 µm de longitud, brácteas en 4-5 hasta 12 series. **Ginoecio** no visto. **Perianto** no visto.

Diferenciación. *Frullania dulimensis* es una especie inconfundible dentro del subgénero *Meteoriopsis* por sus márgenes dentados, tanto en las hojas como en los anfigastros. De las especies que han sido asignadas al subgénero *Meteoriopsis* sólo podría confundirse con *F. involuta* Hampe ex Steph. o con *F. vaginata* (Sw.) Dumort., especies que presentan el margen dorsal de las hojas dentado, pero éstas no presentan los anfigastros dentados y además la primera de las especies fue transferida al subgénero *Thyopsiella* por no presentar dos aurículas en la base de las hojas (Uribe & Gradstein, 2003) y la segunda al subgénero *Diastaloba*.

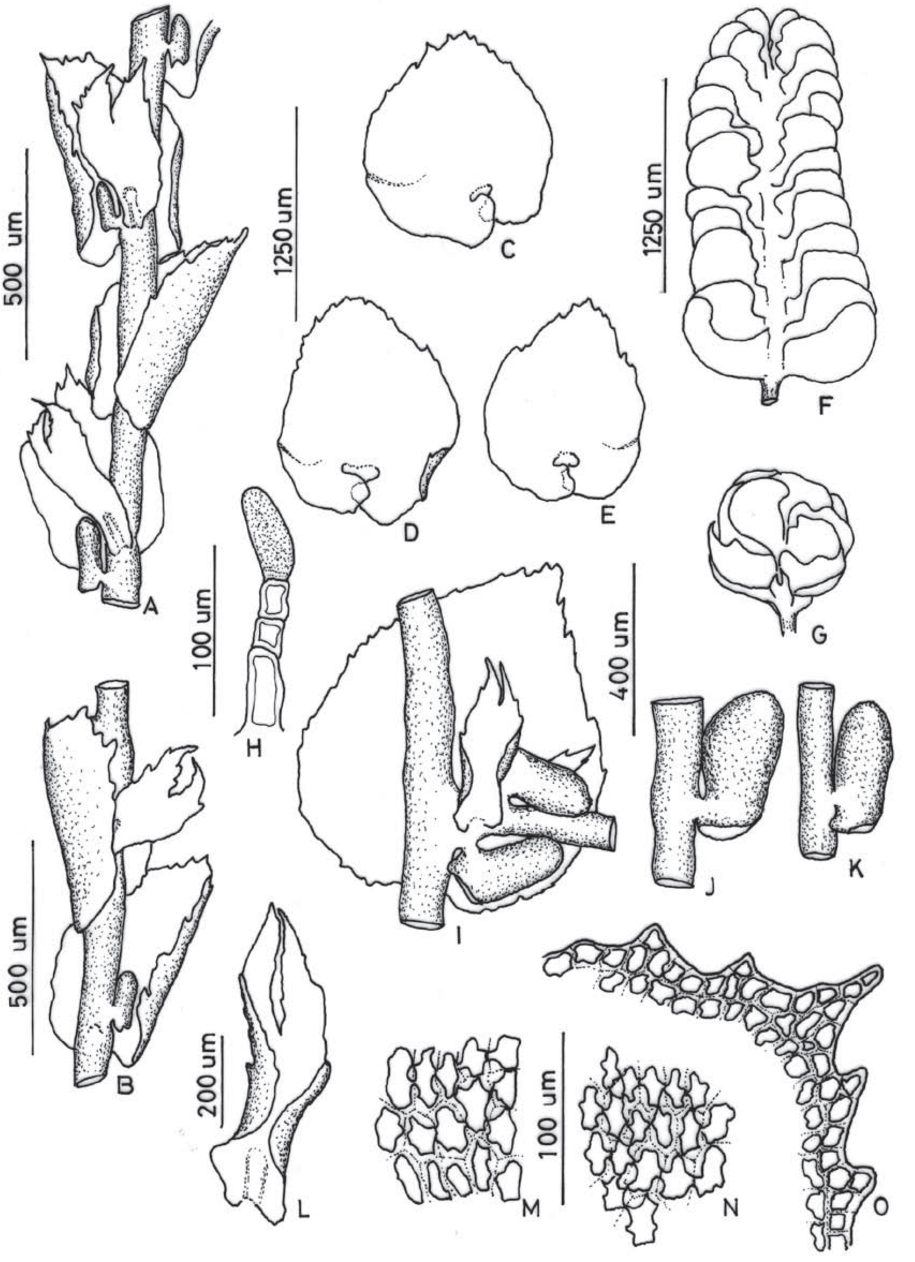
500 um
1250 um
1250 um
100 um
400 um
500 um
200 um
100 um
A
B
C
D
E
F
G
H
I
J
K
L
M
N
O

Figura 6. *Frullania dulimensis* Uribe sp. nov. A. y B. Hábito de la planta por la cara ventral. C. D. y E. Hojas. F. y G. Espiga del androecio. H. Estilo. I. Ramificación mostrando el primer anfigastro con segmento ventral laminar, lanceolado, bífido y dentado y el segmento dorsal sacciforme; la primera hoja transformada en dos segmentos, el ventral sacciforme y el dorsal laminar, lanceolado. J. y K. Lóbulos ventrales. L. Anfigastro. M. Células mediales. N. Células basales. O. Células apicales. (Todas tomadas del ejemplar tipo de *F. dulimensis* Uribe).

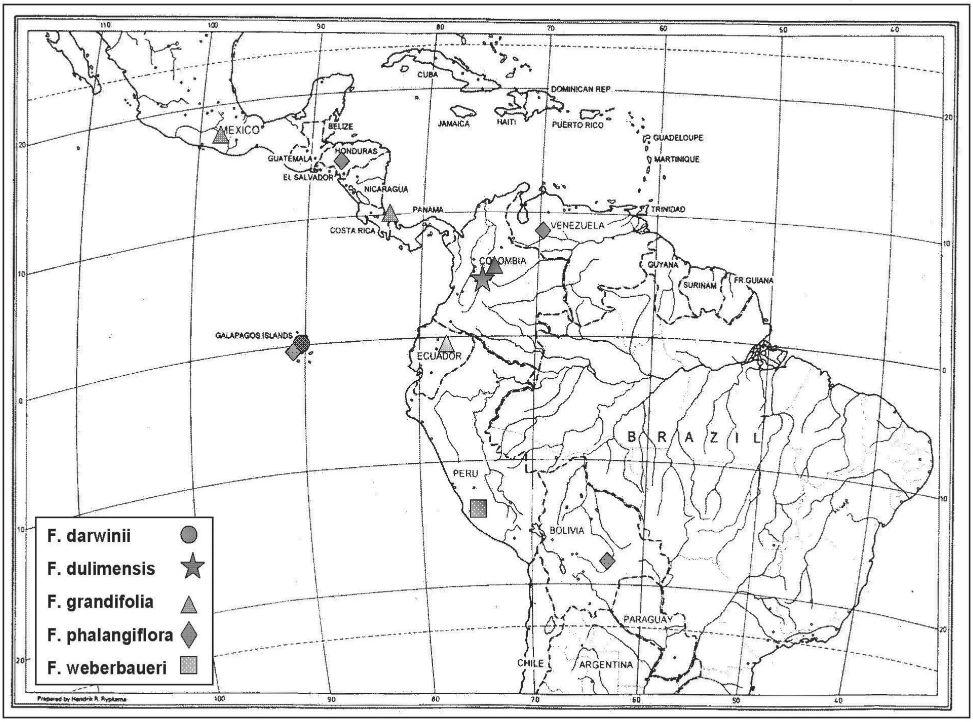
F. darwinii ●
F. dulimensis ★
F. grandifolia ▲
F. phalangiflora ◆
F. weberbaueri ■
MEXICO
BELIZE
HONDURAS
GUATEMALA
EL SALVADOR
NICARAGUA
COSTA RICA
PANAMA
CUBA
JAMAICA
HAITI
DOMINICAN REP.
PUERTO RICO
GUADELOUPE
MARTINIQUE
TRINIDAD
VENEZUELA
COLOMBIA
GUYANA
SURINAM
FR.GUIANA
GALAPAGOS ISLANDS
ECUADOR
PERU
BRAZIL
BOLIVIA
PARAGUAY
CHILE
ARGENTINA
Prepared by Hendrik R. Rypkema

Figura 7. Distribución de *Frullania darwinii* Gradst. & Uribe, *F. dulimensis* Uribe, *F. grandifolia* Steph., *F. phalangiflora* Steph. y *F. weberbauerii* Steph.

Comentarios. El epíteto específico hace referencia al nombre dado por los indios Pijaos al volcán-nevado del Tolima. Es una especie común en las faldas del nevado, en el límite entre el bosque andino y el páramo. Se encontró péndula sobre ramas de árboles, a orilla de los caminos y dentro del bosque.

Distribución. Hasta ahora conocida únicamente a partir de la localidad tipo. Es probable que se encuentre a todo lo largo de la ladera occidental de la cordillera central.

Frullania grandifolia Steph. Sp. Hepat. 4: 684. 1911. Tipo: México, *Leibold s.n.*, ex hb Rabenhorst (holótipo, G 13630). (Figuras 7 y 8)

Frullania rabenhorstii Steph., Sp. Hepat. 4: 601. 1911. *syn. nov.* Tipo: México, *Leibold s.n.*, ex hb Rabenhorst (holótipo, G 20621).

Plantas delgadas y pequeñas, de hasta 8 cm de longitud y 1-1.2 mm de ancho incluidas las hojas, de color marrón-amarillento, marrón rojizo a negro, pinnadas, hábito de crecimiento péndulo. **Ramas** frecuentes, cortas, de hasta 3 cm de longitud, cercanas entre sí, de tipo *Frullania*. **Tallos** de color negro, teretes, de 240-310 µm de ancho en sección transversal. **Hojas** imbricadas, convolutas alrededor del tallo cuando secas, y cuando húmedas, asimétricas, ovadas a casi redondeadas, de 1050-1450 x 1100-1250 µm, ápice redondeado, margen entero o levemente ondulado, base auriculada, la aurícula dorsal más grande que la ventralo levemente iguales, aurículas no conniventes. **Células de las hojas:** las apicales de 12-15 x 8-10 µm, las mediales de 22-25 x 10-15 µm y las basales de 35-42 x 17-22 µm, células con paredes gruesas, sinuosas, trígonos conspicuos y engrosamientos intermedios.

Lóbulos contiguos y paralelos al tallo, largo-cilíndricos a clavados, aplanados dorso-ventralmente, de 220-370 x 50-130 µm. **Estilo** filiforme, erecto, de 3 células de longitud con papila hialina terminal. **Anfigastros** contiguos a imbricados, suborbiculares, de 780-1125 x 610-800 µm, hasta 3 veces más anchos que el tallo, con márgenes recurvados, bífidos hasta 1/4 de su longitud, segmentos separados, agudos, base auriculada, aurículas onduladas de 125-175 µm. **Apéndices de las ramas**: Primer anfigastro profundamente dividido en un segmento ventral, lanceolado, triangular, con ápice agudo y un segmento dorsal, sacciforme, cilíndrico a clavado; la primera hoja transformada en dos lóbulos sacciformes, cilíndricos. **Dioica**. **Androecio** sobre ramas laterales, cortas, ovado, brácteas en 5-7 series. **Ginoecio** sobre ramas laterales, cortas, brácteas dentadas, bractéolas denticuladas. **Perianto** obovoide a clavado, incluido, 3-quillado, liso, de 1.4 mm de longitud, con un pico corto de 150 µm de longitud. **Cápsula** esférica, de 700 µm de diámetro.

Diferenciación. *Frullania grandifolia* es muy afín a *F. convoluta*, pero se diferencia por sus anfigastros suborbiculares, contiguos o imbricados y hasta tres veces más anchos que el tallo, mientras que *F. convoluta* presenta anfigastros ovados, distantes y cuatro o más veces más anchos que el tallo. Ambas especies son las únicas del subgénero que presentan el ápice de las hojas redondeado a obtuso.

Comentarios. *Frullania grandifolia* fue descrita por Stephani (1911) dentro del subgénero *Thyopsiella*, aunque con la anotación de *basi grosse cordata, lobis rotundatis conniventivus constrictis,* por lo que debería haber sido ubicada en el subgénero *Meteoriopsis*; Stotler (1969) acertadamente la excluyó de su trabajo sobre *Thyopsiella* y anotó que debía ser transferida a *Meteoriopsis*.

Distribución. Esta especie presenta una distribución muy particular por la disyunción entre México (ejemplares tipo), Costa Rica, Colombia y Ecuador; sin embargo por su gran parecido con *F. convoluta* es posible que existan ejemplares bajo este último nombre.

Ejemplares examinados. COSTA RICA. **San José**. Camino a la Hondura, 30 km NE de la Universidad, 1400 m, 28 ago 1973, *Griffin, III & al. 375* (MO); **COLOMBIA. Tolima:** Municipio de Ibagué, Corregimiento Juntas, Finca El Rancho. 3400 m, *Campos* 194, 197 (COL); **ECUADOR**. **Cotopaxi**: Parque Nacional Cotopaxi, 3400 m, 31 may 1982, *Brako 4371* (NY).

Frullania peruviana Gottsche. Syn. Hepat. 465. 1844. Tipo: Peru, *Dombay, s.n.*, Hb. Mus. Paris, fol. 186, (lectótipo, MANCH 14039, designado aquí; paralectótipos: Peru, leg. *Montagne*, in hb Nees (n.v); Mexico, *Leibold, s.n.* (n.v.); Gottsche *Icon. Frullan. Inedit*., GOET). (Figuras 9 y 10)

Frullania haeckeriana Lindenb., Syn. Hepat. 465. 1844. *syn. nov.* Tipo: Perú, *Haecker*, s.n., (holótipo, W; isótipo, G 20614).

Frullania atrosanguinea Taylor ex Spruce, Trans. & Proc. Bot. Soc. Edinburgh 39. 1884. *syn. nov.* Tipo: Ecuador, Mt. Tunguragua, *Spruce s.n.*, (lectótipo, MANCH 12798, designado aquí; isolectótipo, FH); Mt. Guayrapata, *Spruces.n.* (paralectótipo, MANCH 12799).

Frullania remotifolia Steph., Sp. Hepat. 4: 601. 1911. *syn. nov.* Tipo: Ecuador, Azuay, 3000 m., *Allioni s.n.*, ex hb Levier 6439 (holótipo, G 20622).

Frullania mathanii Steph., Sp. Hepat. 4: 602. 1911. *syn. nov.* Tipo: Ecuador, *Mathan s.n.*, 1896, ex hb Levier 4242 (holótipo, G 20618).

Frullania piliflora Steph., Sp. Hepat. 4: 598. 1911. *syn. nov.* Tipo: Costa Rica, Cerro de las Vueltas, 3000 m., 1911, leg. *A. Tonduz s.n.*, (holótipo, G, s.n.).

Frullania atrata sensu Spruce (1884:38-39), non (Sw.) Nees. *syn. nov.*

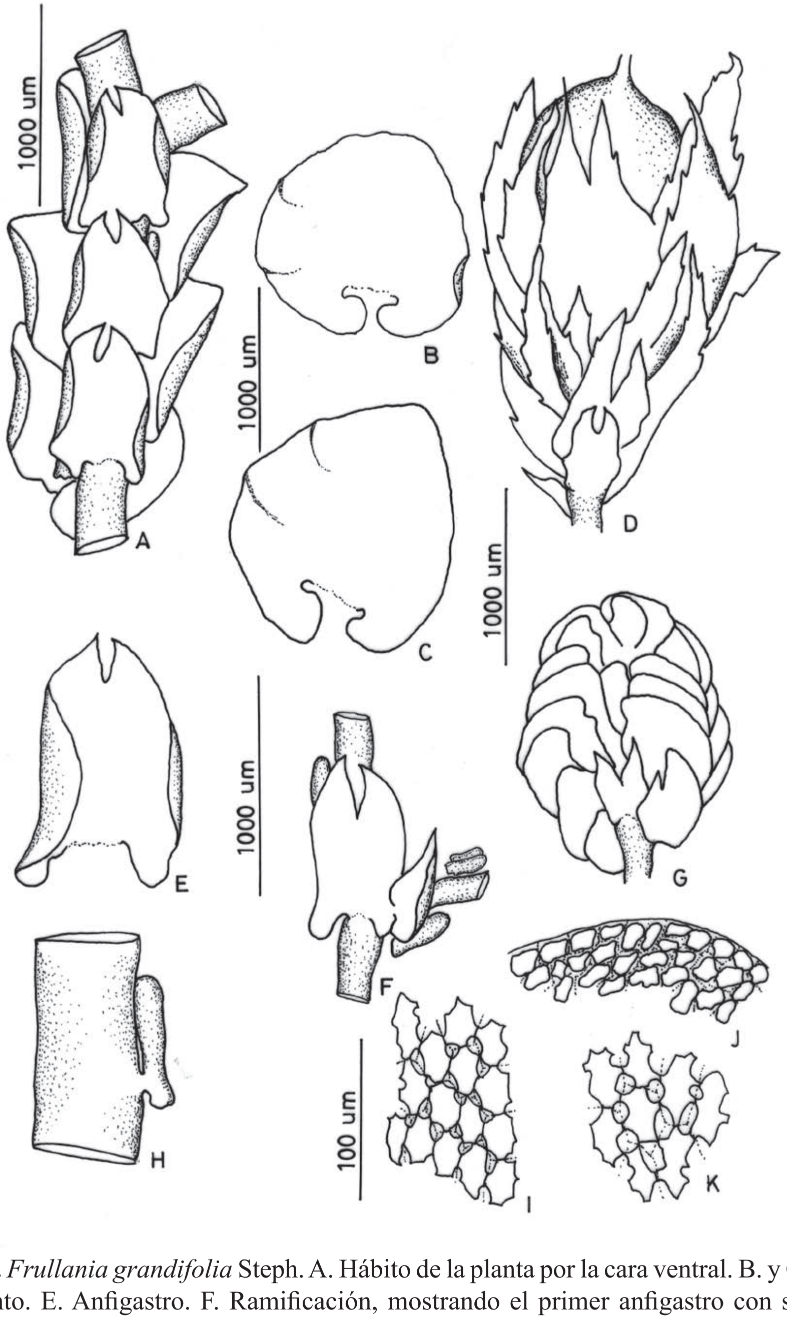

Figura 8. *Frullania grandifolia* Steph. A. Hábito de la planta por la cara ventral. B. y C. Hojas. D. Perianto. E. Anfigastro. F. Ramificación, mostrando el primer anfigastro con segmento ventral laminar, lanceolado, con ápice agudo y segmento dorsal sacciforme; la primero hoja transformada en dos segmentos sacciformes. G. Espiga del androecio. H. Lóbulo ventral y porción del tallo. I. Células mediales. J. Células apicales. K. Células basales (A, D, F, H, I, J y K tomadas del ejemplar tipo de *F. grandifolia* Steph. B, C, E y G tomadas del ejemplar tipo de *F. rabehorstii* Steph.).

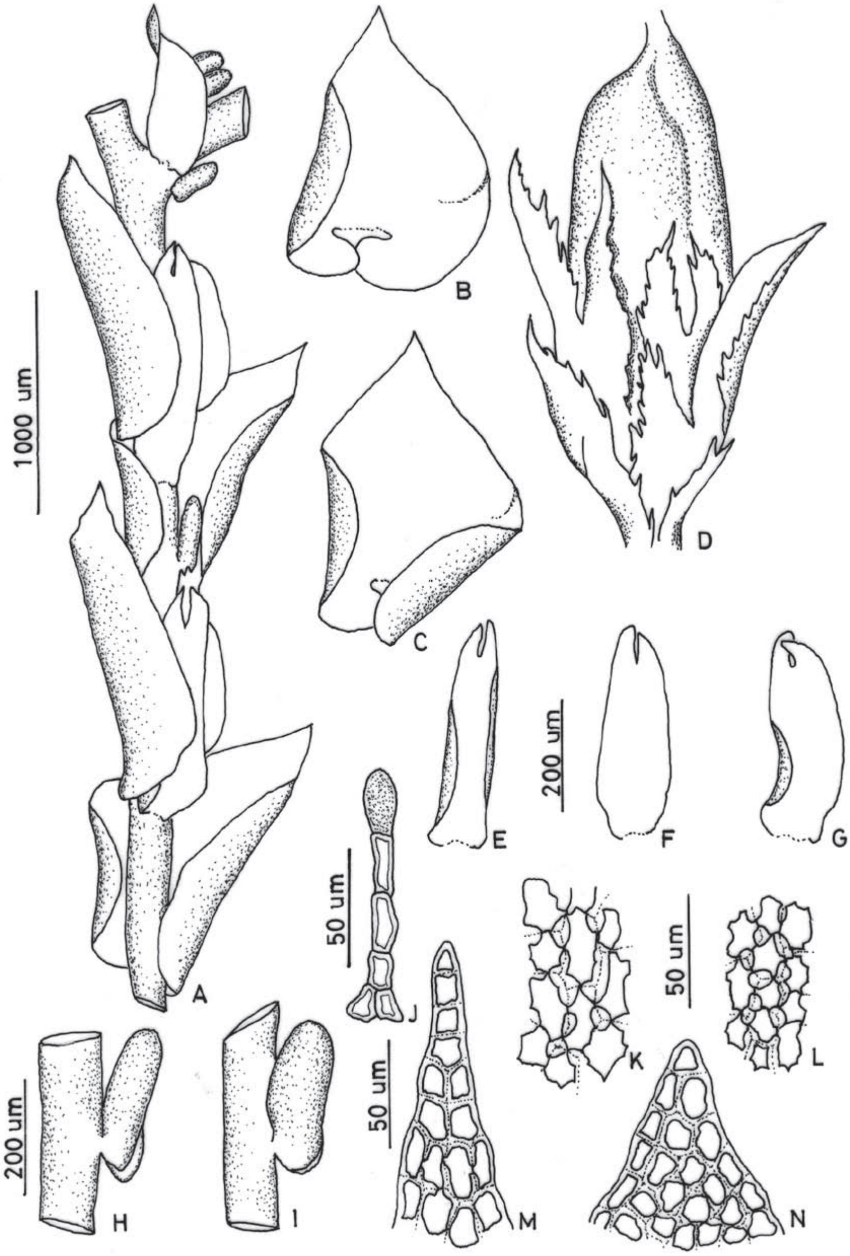
A
B
C
D
E
F
G
H
I
J
K
L
M
N
1000 um
200 um
50 um
50 um
50 um
200 um

Figura 9. *Frullania peruviana* Gottsche. A. Hábito de la planta por la cara ventral. B. y C. Hojas. D. Perianto. E. F. y G. Anfigastros. H. y I. Lóbulos ventrales. J. Estilo. K. Células basales. L. Células mediales. M. y N. Células apicales. (A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L, y N tomadas a partir del ejemplar tipo de *F. peruviana* Gottsche y M. tomada del ejemplar tipo de *F. haeckeriana* Steph.).

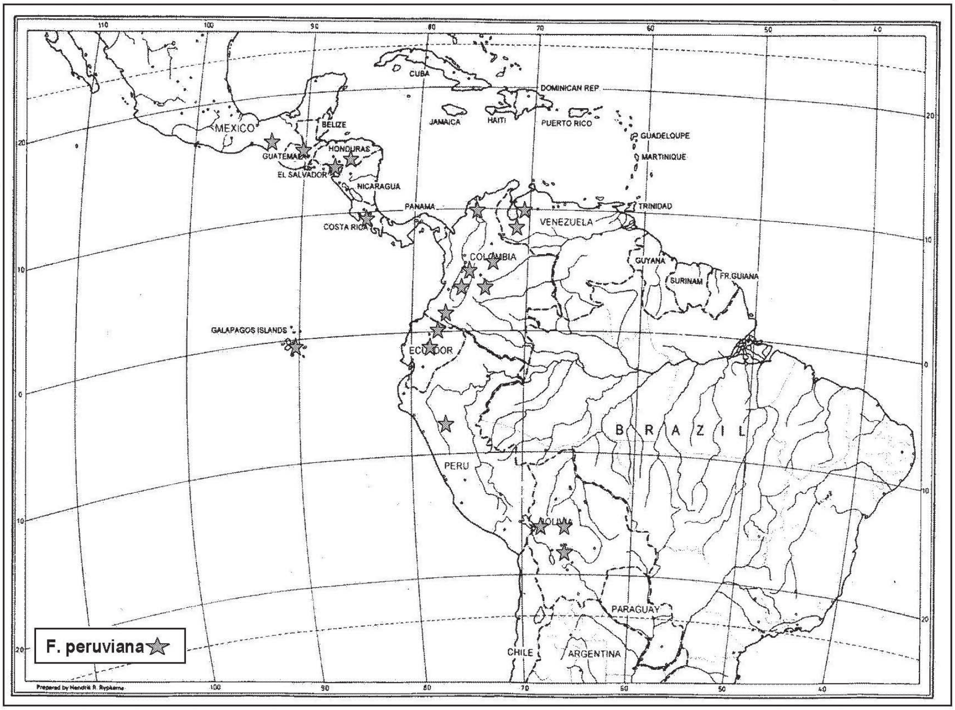
MEXICO
BELIZE
GUATEMALA
HONDURAS
EL SALVADOR
NICARAGUA
COSTA RICA
PANAMA
CUBA
JAMAICA
HAITI
DOMINICAN REP.
PUERTO RICO
GUADELOUPE
MARTINIQUE
TRINIDAD
VENEZUELA
GUYANA
SURINAM
FR.GUIANA
COLOMBIA
GALAPAGOS ISLANDS
ECUADOR
B R A Z I L
PERU
BOLIVIA
PARAGUAY
CHILE
ARGENTINA
F. peruviana
Prepared by Hendrik R. Rypkema

Figura 10. Distribución de *Frullania peruviana* Gottsche.

Plantas muy delgadas, de hasta 20 cm de longitud y 1.3 mm de ancho, incluidas las hojas, de color amarillo-rojizo, marrón-rojizo oscuro, a casi negro, pinnadas. **Ramas** abundantes, largas, distantes o cercanas entre sí, de tipo *Frullania*, de 3-8 cm de longitud. **Tallos** de color negro a marrón rojizo, teretes, de 100-170 µm de ancho en sección transversal. **Hojas** imbricadas o distantes, simétricas, ovadas, de 800-1600 x 600-1250 µm, convolutas alrededor del tallo cuando secas y cuando húmedas, margen entero o levemente ondulado, ápice agudo, apiculado a largo acuminado, base auriculada, auriculas grandes, superpuestas. **Células de las hojas:** las apicales de 15-20 x 10-18 µm, mediales de (17-)22-27 x (7-)15-20 µm y las basales de (23-)25-30(37) x (12-)15-22 µm, células con paredes sinuosas, con trígonos conspicuos y engrosamientos intermedios. **Lóbulos** contiguos y paralelos al tallo, cilíndrico a largo-cilíndricos o clavados, aplanados dorsoventralmente, de (270-)290-550 x 90-230 µm. **Estilo** linear, erecto, de 3-4 células de largo, con papila hialina terminal, (17-)28-30 µm. **Anfigastros** enteros, largos, elípticos a oblongo-elípticos, cercanos o distantes entre si, de (540-)1020-1200(-1350) x (210-)350-400(-600) µm, hasta cuatro veces el ancho del tallo, bífidos de 1/3 a 1/5 de su longitud, segmentos obtusos o agudos, conniventes, seno estrecho, márgenes recurvados en la parte media, bases no auriculadas. **Apéndices de las ramas:** Primer anfigastro profundamente dividido en un segmento ventral, lanceolado, triangular, plano, con ápice agudo y un segmento dorsal, sacciforme, largo-cilíndrico a clavado; la primera hojas transformada en dos segmentos sacciformes. **Dioica.** **Androecio** sobre ramas laterales, cortas, capitado, 2-3 series de brácteas. **Ginoecio** en ramas cortas, laterales, de hasta 4 mm de longitud, brácteas y bractéolas, en 2-3 series, dentado-laciniadas, con anfigastros también dentado-laciniados. **Perianto** incluido o exerto, obovoide, liso, 3-quillado, con una quilla ventral ancha, angostándose hacia el ápice en un pico de ca. 280 µm. **Cápsula** esférica, incluida, de 500 µm de diámetro.

Diferenciación. *Frullania peruviana* Gottsche es una especie muy afín a *F. phalangiflora* de la que se puede diferenciar por los anfigastros oblongos, sin aurículas y 4 o más veces más anchos que el tallo en la primera y ovados, con aurículas, hasta 3 veces más anchos que el tallo en *F. phalangiflora*; además, en *F. peruviana* la base de las hojas es simétrica y en *F. phalangiflora* es asimétrica. *F. peruviana* presenta afinidades tanto con *F. darwinii* como con *F. weberbaueri*, sin embargo en la primera los anfigastros tienen márgenes recurvados y no tiene aurículas en la base y las dos últimas los presentan planos y tienen aurículas en la base.

Comentarios. *Frullania peruviana* Gottsche fue una de las especies originalmente incluidas en el subgénero *Meteoriopsis* por Spruce (1884), aunque el mismo Spruce no tenía una idea muy clara de la especie, ya que el ejemplar colectado por él en el monte Guayrapata, Ecuador (MANCH 12782, 12775) fue determinado como *Frullania atrata* (Sw.) Nees, sin embargo, claramente pertenece a *F. peruviana*. Este material fue anotado por Hattori como "typical" *F. atrata* (etiqueta de anotación fechada enero 2 de 1977) y fue ilustrado bajo el nombre de *F. atrata* por Stotler (1997:133, 135; figs. 15-16). *Frullania peruviana* es una especie muy variable en cuanto a algunos caracteres importantes, como: ápice de las hojas, posición de los anfigastros, por ejemplo, *F. haeckeriana* presenta el ápice de las hojas largo acuminado, y *F. remotifolia* presenta los anfigastros y las hojas distantes.

Distribución. *Frullania peruviana* es la especie del subgénero *Meteoriopsis* con la distribución más ámplia en el neotrópico, desde México hasta Bolivia, incluyendo el archipiélago de las Galápagos, en donde se encuentra entre 150-500 m; en general ha sido encontrada en un rango entre 1500-3280 m. Se encuentra principalmente en bosques montanos y páramos; es una especie muy conspicua de estos bosques.

Ejemplares examinados. MÉXICO. **Chiapas**: 3 km S. de Rayon, 1500 m, 21 May 1973, *Held & al.* HH88 (GOET). **Sin localidad**: nn s/n (BM728443); s. d. *Leib. s/n* (BM728451). **GUATEMALA**. **Alta Verapaz**: Coban, 1350 m, feb 1907, *Türnheim* 5410 (NY). **HONDURAS**. **Cortés**: Parque Nacional Cusuco, 22 Km W de San Pedro Sula, 16 Km S de Cuyamel, 1600-2000 m, 19 mar 1993, *Allen* 14234 (MO). **Lempira**: Parque Nacional de Celaque, 2000-2480 m , 18 nov 1991, *Allen* 11589 (MO), 11590 (MO); Montaña de Celaque, Cerro Mojón, 2849 m, 17 may 1992, *Allen* 12269 (GOET, NY). **Olancho**: Sierra de Agalta, Montana Babilonia, La Picucha, 2354 m, 2 jun 1992, *Allen* 12754 (MO). **COSTA RICA**. **Cartago**: Cerro de la Muerte, C. de la Asunción, 3350 m, 29 dic 1978, *Sipman* 11681 (GOET), 11682 (GOET), 11685 (GOET), 11686 (GOET), 11689 (GOET), 11691 (GOET). **Heredia**: San José. Cerro de la Muerte, 3400 m, 22 jun 1983, *Chaverri & al.* 1567 (GOET); San José. Parque Nacional Chirripé, 26 mar 1983, *Chaverri & al.* 1019 (NY). **Puntarenas**: Reserva Monteverde, 1500-1550 m, 20 feb 1992, *Ingram & al.* 1367 (MO). **COLOMBIA**. **Antioquia**: Sonsón, sobre carretera Argelia/Nariño, 2680 m, 23 jun 1985, *Churcill & al.* 13010 (GOET); Jardín, Ventanas, 2900 m, 4 oct 1987, *Churchill & al.* 15736 (GOET). **Boyacá**: Belén, Páramos al NW, cabecera quebrada Minas, hoya Cuchilla larga, 3820 m, 28 feb 1972, *Cleef* 1994 (GOET). **Caldas**: Magana, 3000-3300 m, ago 1922, *Killip* 12095 (NY); Nevado del Ruiz, lado noroccidental, 3900 m, 3 feb 1979, *Sipman & al.* 10462 (GOET). **Cundinamarca**: Bogotá, San Cristóbal, jun 1906, Bro. *Ariste-Joseph* s/n (NY, US); Bogotá, jun 1906, Bro. *G. Arsène* s/n (US); Páramo Sumapaz, Chisacá, cabecera del río Santa Rosa, Laguna Negra, 3850 m, 11 dic 1971, *Cleef* 195^{a} (COL, GOET); Páramo Sumapaz, Chisacá, cabecera del río Santa Rosa, 3500 m, 11 dic 1971, *Cleef* 213 (COL, GOET); Páramo de Sumapaz, Chisacá, cabeceras del río Santa Rosa, 3400 m, 14 dic

1971, *Cleef & al.* 228b (COL, GOET); Choachí, páramo de Cruz Verde, 3365 m, 14 abr 1972, *Cleef* 2991 (COL, GOET); páramo de Palacio, Laguna de Buitrago y alrededores, entre las lagunas de Siecha y Buitrago, 3700 m, 24 may 1972, *Cleef* 4045b (GOET); Páramo de Cruz Verde, 3150 m, 7 oct 1938, *Cuatrecasas* 397-B (US); Páramo entre Cogua y San Cayetano, cerca de Laguna Seca, 3450 m, 13 sep 1972, *Florschütz* 3607 (GOET), 3609 (GOET); Páramo de Guasca, 3250 m, s. d. *Florschütz* 3764 (GOET); Páramo de Palacio, 3600 m, s. d. *Florschütz* 3846 (GOET); Páramo de Chasques, arriba de Villa Pinzón, 3000-3500 m, 23 may 1951, *García-Barriga & al.* 13612 (NY); La Calera, hacienda La Siberia, Páramo de Palacio, 3390 m, *King & al.* C-990 (US); Supatá, alto El Tablazo, 3400 m, 12 sep 1984, *Linares & al.* 1375 (GOET, MO, NY); páramo El Boquerón, 3400 m, 1929, *Troll* 2094 (NY). **Magdalena**: Sierra Nevada de Santa Marta, 2500 m, 31 jul 1977, *Reenen & al.* 246 (GOET); Sierra Nevada de Santa Marta, 2700 m, 2-3 ago 1977, *Reenen & al.* 305 (GOET). **Nariño**: Ricaurte, Reserva Natural La Planada, a 7 Km de Chucunés, 1800 m, 26, 27 sep 1989, *Ramírez* 1709 (MO); Leiva, Plan del Oso, 2200 m, 31 ago 1991, *Ramírez* 4146 (MO); Pasto, corr. El Encano y Santiago, páramo de Bordoncillo, 3200-3400 m, 4,5 abr 1992, *Ramírez* 4748 (MO); Cumbal, faldas del Volcán Chiles, 3500-3700 m, 30 jun 1992, *Ramírez* 5030 (MO); Mallama, trayecto piedrancha-Cabeceras quebrada La Chorrera, 2300-2500 m, 17 oct 1993, *Ramírez & al.* 5783 (MO); Túquerres, páramo del Volcán Azufral, 3600-3860 m, 25 feb 1995, *Ramírez & al.* 6892 (MO); La Alegría-río San Francisco, 1300-1500 m, 16 dic 1995, *Ramírez & al.* 9098 (MO); Reserva Natural La Planada, 1 feb 1994, *Ríos* 046 (MO). **Risaralda**: Mistrató-San Antonio de Chami, quebrada del río Sutú, 1800 m, 30 jul 1992, *Gradstein* 8678 (GOET); Santa Rosa de Cabal, camino real entre la hacienda La Sierra y termales de Santo Rosa, quebrada La Sierra, 3550 m, 26 ene 1980, *Reenen* 831 (GOET); cerca a la hacienda La Sierra, 3700 m, 15 sep 1985, *Wolf* 4 (GOET); camino real entre Termales de Santa Rosa y hacienda La Sierra, 3370 m, 23 feb 1986, *Wolf* 744 (GOET). **Tolima**: Santa Isabel, hacienda el Ochoral, quebrada Las Damas, 2960 m, 28 jul 1980, *Aguirre & al.* 1510 (GOET); Sin localidad, s.d. *Jameson* s/n (BM728445), (BM728446); Cerca de 40 km ENE de Manizalez, c. 3330 m, 16-17 jul 1965, *King & al.* C-914 (US). **VENEZUELA**. **Estado Lara**: Distrito Menez, entre Cubiro y Escalera, 10-15 km al sureste de Cubiro, 1600-2000 m, 7 jul 1974, *Steyermark & al.* 110245 (US). **Distrito Federal**: Libertador, camino Costa de Maya hacia San Antonio y Hacienda Santa Luisa, 2020 m, 8 dic 1982, *Steyermark & al.* (GOET). **Mérida**: Distrito Rangel, camino Santo Domingo-Apartaderos, 2700 m, 6 ago 1983, *Werff & al.* 5992 (GOET); Sin localidad: *Funcke* 578 (BM728440); *Jameson* (BM728441); s. d., sin colector s/n (BM728436), sin colector (BM728447); sin colector (BM728439). **Trujillo**: Páramo El Jabón, al SE y arriba de Carache, 2900-3300 m, 6-9 mar 1985, *Griffin III & al.* PV-1255 (NY). **ECUADOR**. **Carchi**: Páramo El Ángel, 3400 m, 3 abr 1976, *Gradstein & al.* 3377 (GOET); Camino Tulcán-Maldonado. Páramo El Ángel, 3900 m, 5-6 oct 1988, *Gradstein & al.* 6862 (GOET). **Cotopaxi**: Camino a Parque Nacional Cotopaxi, 25 sep 1988, *Gradstein & al.* 6665 (GOET). **Imbabura**: Cordillera Occidental, camino Otalvaro-Laguna de Mojanda, 12250 ft, 29 oct 1983, *Steere* 26918 (NY). **Morona-Santiago**: P. N. Sangay, Macas, Tigrillo. 1650 m, 9 oct 1999. *Drehwald et al. 990122* (COL); *Drehwald et al. 990126* (GOET). **Galápagos**. **Floreana**: cerro Pajas, 650 m, 28 abr 1976, *Gradstein H205* (GOET, MEXU, NY). **Isabela**: volcán Alcedo, 1100-1200 m, 10-12 may 1976, *Gradstein & al. H236* (GOET, NY); lado S. Volcán Alcedo, 2460 ft, 20 sep 1974, *Werff* 1482 (GOET); Volcán Alcedo, 3060 ft, mar 1974, *Werff* 1950 (GOET); Volcán Alcedo, 2180 ft, abr 1975, *Werff* 2019 (GOET); lado E. Volcán Alcedo, 2880 ft, 25 sep 1974, *Werff* 1541; 1542 (GOET). **Pinzón**: 5 sep 1975, *Werff* 2361 (GOET), 2363 (GOET). **Rábida**: 12 sep 1975, *Werff* 2372 (GOET), 2373b (GOET). **San Cristóbal**: al oeste de El Junco, 550 m, 21 may 1976, *Gradstein & al. H249* (GOET, MEXU, NY). **Santa Cruz**: 650-700 m, 16 abr 1976, *Gradstein & al.* H55 (GOET); s. d., s. l. *Fagerlind & al. 2881* (NY); cerca de Academy Bay, 21 ene-9 mar 1964, *Weber B-13524* (NY)200 m, 9 oct 1974, *Werff* 1553 (GOET); cerca de Cerro Camote, 1800 ft, 24 oct 1974, *Werff 1613* (GOET); Cerro Mesa, 1320 ft, 26 oct 1974, *Werff* 1615 (GOET); Cerca del cerro Mesa, 1320 ft, 26 oct 1974, *Werff 1616* (GOET); Camino a Bella Vista, 350 ft, ago 27 1974, *Werff* 1706 (GOET); Cerro Maternidad, 1950 ft, 4 dic 1974, *Werff* 1760 (GOET), 1761 (GOET); 1950 ft, 4 dic 1974, *Werff*

1763 (GOET); 2190 ft, 5 dic 1974, *Werff 1772* (GOET); cima de Cerro Precioso, 2500 ft, jun 1975, *Werff* 2093 (GOET). **Pichincha**: Camino Lloa al río Cristal, al sur de Mt. Pichincha, 2600 m, 27 sep 1988, *Gradstein & al. 6716* (GOET); Camino viejo Quito-Santo Domingo, 3000 m, 29 sep 1988, *Gradstein & al. 6731* (GOET); hacienda Las Palmas, 2900 m, 1 oct 1988, *Gradstein* 6774 (GOET); s.d, nn (BM728442); (BM728433). **Tungurahua**: Monte Tungurahua, s. d., *Spruce* s/n (NY); Monte Tungurahua, s. d. *Spruce* s/n (BM728434); (BM728448); s. d. *Jameson* s/n (BM728431); (BM728432). **Quito**: s.d. *Jameson* (BM728449); Sin localidad, dic 1906, *Mills & al.* s/n (NY). **PERÚ**. **Tabina**: s. d. *Lechler* s/n (BM728450); cerca a Cuenca, s. d. *Jameson* s/n (BM728444). **BOLIVIA**. **La Paz**: Inquisivi, Cerro Negro Khota', 3300 m, 2 sep 1986, *Lewis* 86-1343 (LPB). **Negracota**: Yungas de Inquisive, 1927, *Troll* 85a (NY), 101 (NY). **Tacacoma**: 10000 ft, 10 jun 1902, *Williams* 2191 (US); 10000 ft, jun 1902, *Williams* 2191 (NY).

Frullania phalangiflora Steph. Sp. Hepat. 6: 550. 1924. Tipo: Bolivia, Comarapa, 1911, *Herzog 3794* (holótipo, G s. n.)
(Figuras 7 y 11)

Frullania bakeri Steph., Sp. Hepat. 6: 544. 1924. *syn. nov.* Tipo: Bolivia, Comarapa, 1911, *Herzog 4266* (holótipo, G 13588).

Plantas largas de hasta 17 cm de longitud, y 1.5mm de ancho, de color amarillo-rojizo a marrón-rojizo, pinnado a bipinnado. **Ramas** muy largas, de tipo *Frullania*, hasta 10 cm de longitud, espaciadas, remotas, distantes. **Tallos** de color marrón oscuro a negro, teretes, de 140-160 µm en sección transversal. **Hojas** contiguas a distantes, no imbricadas, asimétricas, convolutas alrededor del tallo cuando secas y levemente extendidas cuando húmedas, ovadas, de 1175-1325 x 1000-1150 µm, márgenes enteros, ápice agudo a acuminado, acumen corto de 3 células, bases auriculadas, aurículas redondeadas, la dorsal más grande que la ventral. **Células de las hojas:** apicales de 10-12 x 7-10 µm, mediales de 15-20 x 7-10 µm y las basales de 35-42 x 10-17 µm, con paredes gruesas y sinuosas, trígonos conspicuos y engrosamientos intermedios. **Lóbulos** contiguos y paralelos al tallo, largo-cilindricos, de 330-350 x 90-110 µm. **Estilo** erecto, filiforme, de 3 células de longitud, con papila hialina terminal. **Anfigastros** enteros, ovados, distantes entre sí, de (625-)675-925(-950) x (350-) 375-625(-650) µm, 3 veces más anchos que el tallo, márgenes enteros, recurvados en casi toda su extensión, bífidos hasta 1/5 de su longitud, segmentos obtusos, separados entre sí, seno amplio, base auriculada, aurículas grandes de 180-220 µm, onduladas. **Apéndices de las ramas**: Primer anfigastro profundamente dividido en un segmento ventral, entero, triangular, con ápice obtuso y un segmento dorsal sacciforme, la primera hoja transformada en dos segmentos sacciformes. **Dioica**. **Androecio**. No visto **Ginoecio** lateral, sobre ramas muy cortas. **Perianto** esférico, globoso, con tres quillas, con un pico largo, 200 µm, casi inserto en las brácteas y bractéolas, estas son bífidas, dentadas.

Diferenciación. *Frullania phalangiflora* puede ser confundida con *F. darwinii*, sin embargo se diferencia de esta última por su perianto globoso, anfigastros con margen recurvado y auriculas en la base de 180-220 µm, las células mediales de las hojas más largas que anchas y el segmento ventral de BUL1 obtuso. También está relacionada con *F. weberbaueri*, pero está última especie presenta los anfigastros con márgenes planos y las hojas son simétricas (asimétricas en *F. phalangiflora*).

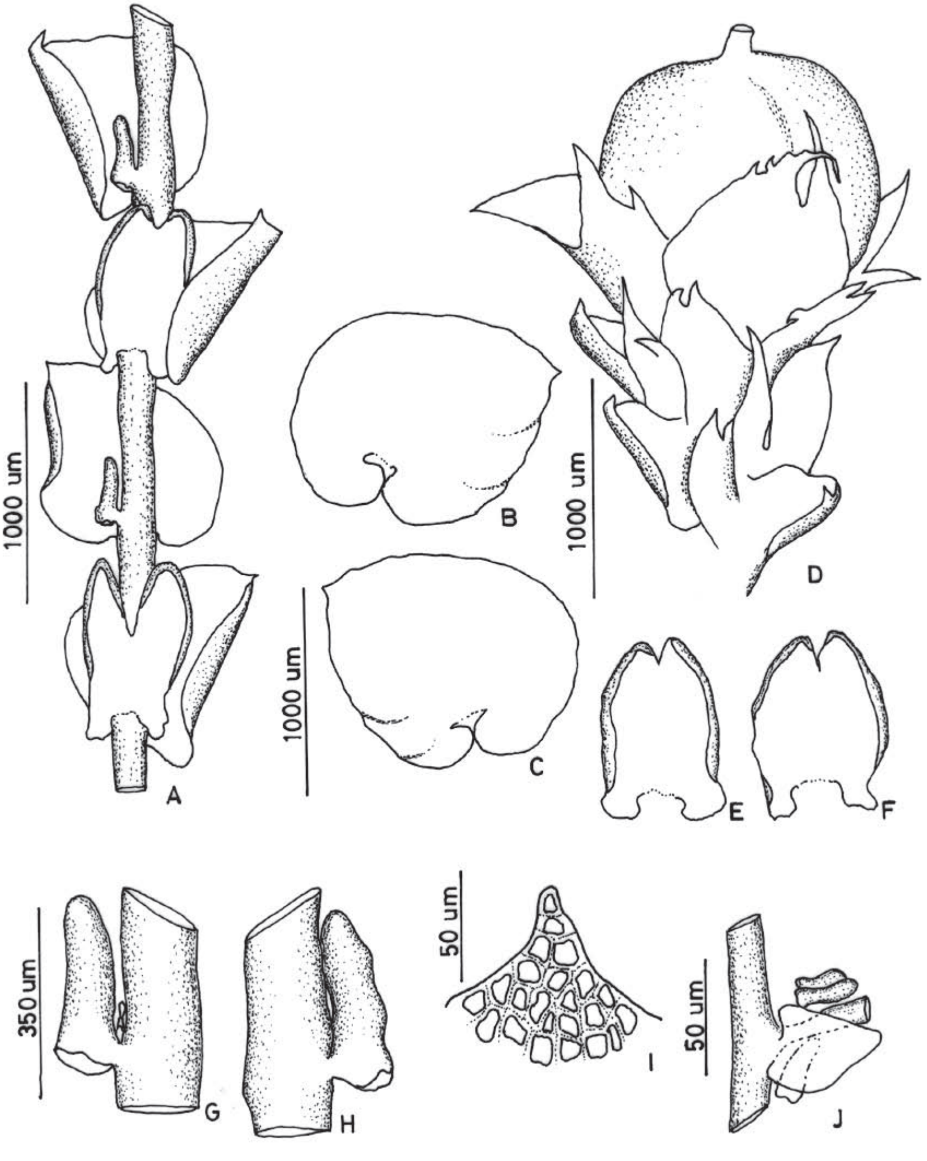

Figura 11. *Frullania phalangiflora* Steph. A. Hábito de la planta por la cara ventral. B. y C. Hojas. D. Perianto. E. y F. Anfigastros. G. y H. Lóbulos ventral y porción del tallo. I. Células apicales. J. Ramificación mostrando el primer anfigastro con segmento ventral laminar y ápice obtuso y segmento dorsal sacciforme; primera hoja transformada en dos segmentos sacciformes. (A, B, C, D, G, H, I y J. tomadas del ejemplar tipo de *F. Phalangiflora* Steph. E. y F. tomadas del ejemplar tipo de *F. bakeri* Steph.).

Comentarios. Stephani (1924) describió a *Frullania phalangiflora* dentro del subgénero *Meteoriopsis*, y a *F. bakeri* dentro del subgénero *Thyopsiella*, designando como tipos ejemplares coleccionados por Herzog (*Herzog 3794* y *Herzog 4266*) en la misma localidad (Comarapa, Bolivia) en 1911. Las descripciones de las dos especies son prácticamente iguales, y solo difieren en datos sobre el perianto, ya que el tipo de *F. phalangiflora* (*Herzog 3794*) es un ejmplar fértil y el de *F. bakeri* (*Herzog 4266*) está estéril. Este ejemplo demuestra una vez más el poco conocimiento que el autor tenía acerca de los subgéneros de *Frullania* y el concepto errado sobre el subgénero *Meteoriopsis*. Stotler (1969) fue el primero en llamar la atención sobre la posible ubicación de *F. bakeri* en éste subgénero, mientras que en el presente estudio se concluye que los dos taxones de Stephani corresponden a la misma especie y son, por lo tanto, sinónimos.

Distribución. Aunque es una especie principalmente andina, ha sido colectada en Honduras, donde también crecen *F. convoluta* y *F. peruviana*. Ha sido colectada a altitudes entre 1700 y 2000 m.

Ejemplares examinados. HONDURAS. **Comayagua**, El Plan-Cerro El Maneadero11 km E del Lago Yojoa, 1740-2040 m, 12 mar 1993, *Allen 13887* (NY); **VENEZUELA**. **Mérida**. Mucubaji, 1 jul 1972, *Bhat M-00057* (US); **ECUADOR**. **Galápagos**. **Isabela**, Cerro Azul, 1000 ft, ago 1975, *Werff 2299* (GOET); **Santa Cruz**, 1950 ft, 4 dic 1974, *Werff 1764* (GOET); **BOLIVIA**. **Santa Cruz**. Florida, PN y ANMI Amboró, campamento la Yunga cerca de Mairana, 2200 m, 25 sep 2000, *Drehwald 994101* (LPB)

Frullania weberbaueri Steph. Sp. Hepat. 4: 510. 1911. Tipo: Peru, Lima, 1901, *Weberbauer 27* (holótipo, G 13677)

(Figuras 7 y 12)

Plantas pequeñas, de hasta 8 cm de longitud y 1.5 mm de ancho incluidas las hojas, de color marrón-rojizo a negro, bipinnadas, hábito de crecimiento (delicuescente) projecting. **Ramas** abundantes, distantes, de tipo *Frullania*, cortas de hasta 1 cm de longitud. **Tallos** de color marrón oscuro a negro, teretes, de 120-140 µm de ancho en sección transversal. **Hojas** imbricadas, convolutas alrededor del tallo cuando húmedas y levemente extendidas cuando secas, enteras, simétricas, ovadas, de 1050-1550 x 850-1175 µm, apice apiculado, margen entero, levemente recurvado, base auriculada, auriculas grandes, simétricas, no superpuestas entre sí. **Células de las hojas:** las apicales de 12-17 x 7-15 µm, mediales de 20-25 x 10-15 µm y las basales de 30-35 x 20-25 µm. **Lóbulos** contiguos y paralelos al tallo, largo-cilíndricos, estrechos, de 330-450 x 90-120 µm. **Estilo** erecto, filiforme, de 3 células de largo, con papila hialina terminal. **Anfigastros** ovados, de 725-1025 x 500-625 µm, bifidos hasta 1/4 parte de su longitud, segmentos agudos, separados entre si por un seno amplio, márgenes enteros, planos o levemente ondulados en la porción superior, base auriculada, auriculas largas, de 200-230 µm de longitud y onduladas. **Apéndices de las ramas:** Primer anfigastro profundamente dividido en un segmento ventral, plano, entero, triangular, con ápice agudo, y un segmento dorsal en forma de un lóbulo sacciforme; la primera hoja transformada en dos lóbulos sacciformes. **Gametoceos** no vistos.

Diferenciación. *Frullania weberbaueri* está estrechamente relacionada a *F. phalangiflora* y a *F. darwinii*, sin embargo de la primera se puede diferenciar por el margen plano de los anfigastros y la base simétrica de las hojas. De *F. darwinii* se diferencia por las aurículas de los anfigastros, pequeñas en *F. darwinii* (60-80 µm) y grandes en *F. weberbaueri* (200-230 µm), la base simétrica de las hojas y el segmento ventral de BUL1 que tiene ápice obtuso.

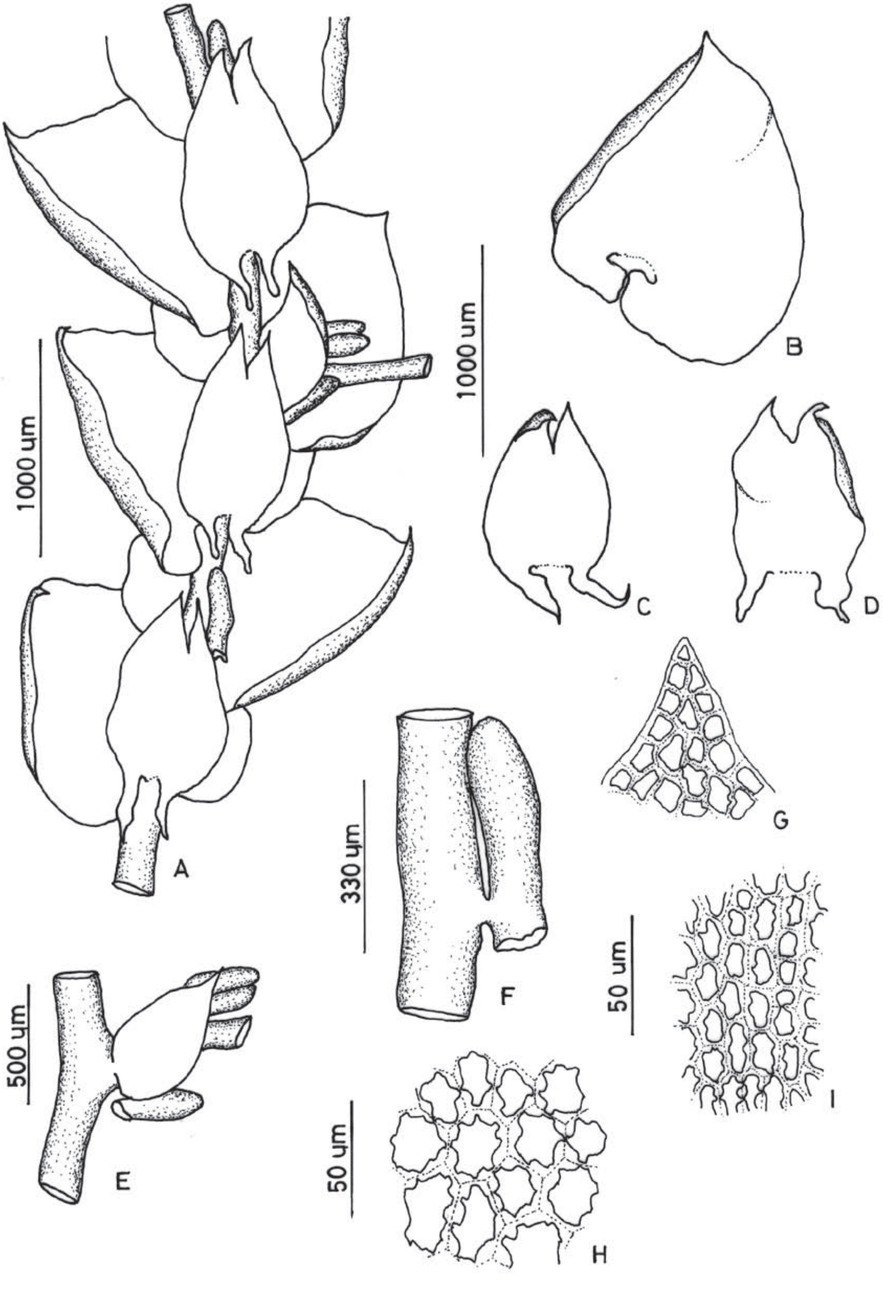

Figura 12. *Frullania weberbauerii* Steph. A. Hábito de la planta por la cara ventral. B. Hoja. C. y D. Anfigastros. E. Ramificación mostrando el primer anfigastro con segmento ventral laminar, lanceolado con ápice agudo y segmento dorsal sacciforme; primera hoja transformada en dos segmentos sacciformes. F. Lóbulo ventral. G. Células apicales. H. Células basales. I. Células mediales. (Todas tomadas del ejemplar tipo de *F. weberbauerii* Steph.).

Comentarios. *Frullania weberbaueri* fue descrita por Stephani (1911) dentro del subgénero *Thyopsiella*. Stotler (1969) la excluyó de este subgénero y la transfirió al subgénero *Meteoriopsis*. Es una especie notable por la morfología de sus anfigastros, que presentan unas aurículas largas, de hasta 230 µm, delgadas y terminadas en punta (Fig 11c y 11d), los ápices son agudos y la escotadura es amplia. Aunque sólo se conoce a partir del ejemplar tipo, la especie es fácilmente diferenciable de las especies más afines (*F. darwinii* y *F. phalangiflora*).

Distribución. Sólo se conoce a partir del ejemplar tipo colectado por Weberbauer en Lima.

CONSERVACIÓN

Hasta ahora no se han registrado especies de *Frullania* subgénero *Meteoriopsis* en listas de plantas amenazadas. Sin embargo, según Linares & Uribe (2002), el deterioro del hábitat es la principal causa de amenaza para las especies de briofitos y en especial para las especies de hepáticas, que por sus requerimientos de alta humedad y poca luz solar son muy susceptibles a las perturbaciones producidas por la tala de los bosques. Si tenemos en cuenta que las especies de *Meteoriopsis* crecen en los bosques de la zona andina, es posible que algunas de ellas se encuentren con algún grado de amenaza debido al deterioro de estos bosques. Con base en los criterios de la UICN para categorizar especies con algún grado de amenaza, se propone que las siguientes especies sean incluidas en el libro rojo:

Frullania darwinii Gradst. & Uribe
Categoría: VU
Criterio: D2, área de distribución muy pequeña
La especie es endémica de las islas Galápagos, solo se ha encontrado en cuatro islas, y no incluye la isla más grande (I. Isabela).

F. dulimensis Uribe, sp. nov.
Categoría: VU
Criterio: D2, área de distribución muy pequeña
Esta especie hasta ahora solo se conoce a partir del ejemplar tipo, procedente de la ladera sur-oriental del nevado del Tolima, cuenca alta del río Combeima en el departamento del Tolima. Es probable que se encuentre distribuida a lo largo de la ladera oriental de la cordillera central colombiana.

F. grandifolia Steph.
Categoría: VU
Criterio: D2, se conoce por menos de 5 registros.
De esta especie solo se conocen 3 registros, dos de México y uno de Ecuador.

F. weberbaueri Steph.
Categoría: VU
Criterio: D2, área de distribución muy pequeña, se conocen menos de 5 registros
El ejemplar tipo de esta especie fue coleccionado en Lima (Perú), en 1901, no se tienen datos de una localidad más precisa y hasta ahora no se han recolectado más ejemplares.

CONCLUSIONES

A partir de los resultados obtenidos en este estudio es posible dar algunas conclusiones acerca de la taxonomía y la sistemática del subgénero *Meteoriopsis* por un lado, y del género *Frullania* por otro.

1. El subgénero *Meteoriopsis* es un grupo monofilético sustentado por dos sinapomorfías: a) base de las hojas con dos aurículas, y b) hojas convolutas alrededor del tallo tanto en ejemplares tanto secos como húmedos. Otros caracteres que habían sido propuestos como diagnósticos del subgénero, como hábito péndulo y crecimiento indefinido de los tallos, no tienen valor taxonómico ni filogenético.
2. El grupo hermano del subgénero

Meteoriopsis es el subgénero *Thyopsiella*, el cual se presenta también como monofilético. El subgénero *Diastaloba*, que se creía cercano a los dos anteriores, aparece como polifilético y no relacionado con estos dos subgéneros.

3. El subgénero *Meteoriopsis* es de distribución exclusivamente neotropical, las especies de Asia y de África que habían sido asignadas a él pertenecen a otros subgéneros. Así mismo, las secciones propuestas con base en estas especies no son válidas (ver el apéndice 3: especies excluidas).
4. Este estudio muestra que muchos de los caracteres propuestos por Hattori (1972-1986) como diagnósticos para delimitar subgéneros no se comportan como sinapomorfías, ya que tanbién se encuentran en especies de otros subgéneros que no se consideran relacionados entre sí.
5. La propuesta de Stotler (1969) de separar los subgéneros *Thyopsiella* y *Meteoriopsis* con base en la relación largo/ancho de los lóbulos, en donde *Meteoriopsis* tendría lóbulos hasta 4 veces más largos que anchos y *Thyopsiela* 2-3 veces más largos que anchos es imprecisa, y se debió a un error de observación, ya que se encontraron lóbulos 2, 3 ó 4 veces más largos que anchos, en especies de ambos subgéneros.

PERSPECTIVAS

Se recomienda preparar las monografías de los subgéneros *Thyopsiella* y *Diastaloba*, con el fin de permitir una definición clara de los subgéneros. *Diastaloba* comprende menos de 10 especies y es de distribución pantropical. *Tyopsiella*, es uno de los subgéneros más complejos dentro de *Frullania* y al cual se le han asignado cerca de 350 especies, con distribución mundial. El siguiente paso sería emprender un análisis combinado de datos moleculares y morfológicos, de cada uno de los subgéneros y luego todos los subgéneros para poder producir una hipótesis filogenética del género *Frullania*, y luego buscar las relaciones de la familia Jubulaceae con la familia Lejeuneaceae.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional de Colombia por permitirme adelantar los estudios de doctorado en Ciencias-Biología. Un agradecimiento muy especial para Rob Gradstein (Universidad de Göttingen, Alemania), mi director, por sus enseñanzas y sus comentarios. A Enrique Forero, mi director en Colombia, por toda su colaboración, por la dedicación en la revisión de textos, por sus comentarios, sus acertadas correcciones y por sus enseñanzas. A Gonzalo Andrade, anterior director del Instituto de Ciencias Naturales, y a Gloria Galeano, actual directora, quienes siempre me apoyaron y dieron trámite a mis solicitudes. A John Lynch y Orlando Rangel del programa de doctorado en Biología por su apoyo durante mis estudios. A Favio González por su colaboracón en el capítulo de filogenia. Al Servicio de Intercambio Académico Alemán (DAAD) por brindarme una beca de investigación y a la Universidad Nacional de Colombia por la comisión que me permitió trabajar en la Universidad de Göttingen durante el primer semestre de 2002. A los curadores de los siguientes herbarios: Herbario del Jardín Botánico de Berlín-Dahlem (B), British Museum (BM), Herbario de criptógamas del Colegio Károly Esteráis (EGR), Herbario de la Universidad de Harvard (FH), Herbario del Jardín Botánico de Ginebra (G), Herbario de la Universidad de Göttingen (GOET), Herbario Haussknecht de la Universidad de Jena (JE), Herbario Nacional de Bolivia (LPB), Herbario de la Universidad de Manchester (MANCH), Herbario Nacional de México (MEXU), Missouri Botanical Garden (MO), New York Botanical Garden (NY), Herbario del Museo Sueco de Historia Natural (S), Smithsonian Institution (US) y Herbario del Museo de Historia Natural de Viena (W), por el préstamo de sus valiosos ejemplares.

A los investigadores del Departamento de Botánica Sistemática de la Universidad de Göttingen por su acogida, su colaboración sin límites y su amistad. Especialmente a Elena Reiner-Drehwald, Uwe Drehwald, Anna Luiza Ilkiu-Borges, Jochen Heinrichs. A Doris Bär-Scheubel, por su colaboración durante mi estadía en Alemania. A Noris Salazar-A., Yelitza León, Favio González y tres evaluadores anónimos, por los acertados comentarios y correcciones al manuscrito. Este trabajo es dedicado a la memoria de Riclef Grolle (1934-2004) briólogo alemán recientemente fallecido. El Dr. Grolle conoció mi trabajo sobre *Frullania*, y fue el evaluador del primer artículo publicado como resultado de este trabajo.

LITERATURA CITADA

AHONEN, I. 2004. Molecular phylogeny of the liverwort order Porellales (Marchantiophyta, Jungermanniopsida). En: Goffinet, B., V. Hollowell & R. Magill (eds.). Molecular systematics of Bryophytes. Monographs in Systematic Botany 98. Missouri Botanical Garden. 168-188.

ANÓNIMO. 1997. A guide for contribuitors to Flora Neotropica Monographs. The Organization for Flora Neotropica. The New York Botanical Garden.

BONNER, C. E. B., 1965. Index Hepaticarum. IV. Delavayella to Geocarpus. Weinheim.

CLARK, L. 1953a. *Frullania crinoidea*. Bryologist 56:213-216

CLARK, L. 1953b. *Frullania liebmaniana*. Bryologist 56:217-219

CLARK, L. 1953c. *Frullania piliflora*. Bryologist 56:286-289

CLARK, L. 1956. *Frullania aculeata*. Bryologist 59:218-221

CLARK, L. & T. C. FRYE. 1953. *Frullania peruviana*. Bryologist 56:134-137

CLARK, L. & R. D. SVIHLA. 1945. *Frullania atrata*. Bryologist 48:187-189

CLARK, L. & R. D. SVIHLA. 1947a. *Frullania involuta*. Bryologist 50:271-275

CLARK, L. & R. D. SVIHLA. 1947b. *Frullania convoluta*. Bryologist 50:316-319

CLARK, L. & R. D. SVIHLA. 1948. *Frullania mirabilis*. Bryologist 51:189-191

CLARK, L. & R. D. SVIHLA. 1949. *Frullania acuminata*. Bryologist 52:131-134

CLARK, L. & R. D. SVIHLA. 1951. *Frullania atrosanguinea*. Bryologist 54:72-74

CLARK, L. & R. D. SVIHLA. 1953. *Frullania osculatiana*. Bryologist 56:137-140

CRANDALL-STOTLER, B. & R. E. STOTLER. 2000. Morphology and Classification of the Marchantiophyta. In: Shaw, A. J. & B. Goffinet (Ed.) Bryophyte Biology. Cambridge University Press. United Kindom.

EVANS, A. W. 1918. Hepaticae. *En*: N. L. Britton (ed.), *Flora of Bermuda*. Charles Scribner´s sons, New York. Pp. 448-469.

FORERO, E., F. SARMIENTO, G. ANDRADE, & C. SAMPER (eds.). 1999. Agenda de investigación en Sistemática Siglo XXI. 43 p.

FRAHM, J. P. & S. R. GRADSTEIN. 1991. An Altitudinal Zonation of Tropical Rain Forest using Bryophytes. Journal of Biogeography. 18: 669-678

GOLOBOFF, P. 1994: NONA a tree searching program. Programa y documentación disponible en: www.cladistics.com/about_nona.htm

GOTTSCHE, C. M. 1864. Hepaticae. En: J. J. Triana & J. E. Planchon, Prodromus florae novo-granatensis. Ann. Sci. Nat. 5, Bot.. 1: 95-198

GOTTSCHE, C. M., J. B. W. LINDENBERG, & C. C. NEES. 1844-47. Synopsis Hepaticarum, p. i-xxvi, 1-834. Leipzig.

GRADSTEIN, S. R. 1975. A Taxonomic Monograph of the Genus Acrolejeunea (Hepaticae). Bryophytorum Bibliotheca Band 4. J. Cramer. Vaduz. 162 + xxiv p.

GRADSTEIN, S. R. & W. A. WEBER. 1982. Bryogeography of the Galapagos Islands. J. Hattori Bot. Lab. 52:127-152

GRADSTEIN, S. R. 1994. Lejeuneaceae: Ptychantheae, Brachiolejeuneae. Flora Neotropica Monograph. 62. The New York Botanical Garden. 216 p.

GRADSTEIN, S. R., S. P. CHURCHILL & N.

Salazar-Allen. 2001. Guide to the Bryophytes of Tropical America. Mem. New York Bot. Gard. 86:1-577.

Mcneill, J., F. R. Barrie, H. M. Burdet, V. Demoulin, D. L. Hawksworth, K. Marhold, D. H. Nicolson, J. Prado, P. C. Silva, J. E. Skog, J. H. Wiersma, N. J. Turland & 2006. International Code of Botanical Nomenclature. *Regnum Vegetabile* 146: v-xviii, 1-568.

Grolle, R. 1983. Nomina Generica Hepaticarum: References, Types and Synonymies. Acta Botanica Fennica 121:39-54

Hansen, H. & O. Seberg. 1984. Paralectotype, a new type term in botany. Taxon 33: 707-709

Hattori, S. 1972. Novae Guianae Hepaticae Schusteranae, III. Species Novae Frullaniaceae, J. Hattori Bot. Lab. 36:411-443

Hattori, S. 1974. Notes on asiatic species of the genus *Frullania*, Hepaticae. V. J. Hattori Bot. Lab. 38: 185-221

Hattori, S. 1976. Notes on Asiatic species of the genus *Frullania*, Hepaticae, X. J. Hattori Bot. Lab. 40:461-507

Hattori, S. 1977. Dr. Hürlimann's collection of New Caledonian Frullaniaceae. J. Hattori Bot. Lab. 43:409-438

Hattori, S. 1980. Notes on Asiatic species of the genus *Frullania*, Hepaticae, XII. J. Hattori Bot. Lab. 47:85-125

Hattori, S. 1986. Notes on Asiatic species of the genus *Frullania*, Hepaticae. XIV. Bull. Natl. Sci. Mus., Tokyo 12(4):127-138

He, X.-L. 1999. A taxonomic monograph of the genus *Pycnolejeunea* (Lejeunaecaeae, Hepaticae). Acta Bot. Fennica 163:1-77.

Heinrichs, J. 2002. A taxonomic revision of *Plagiochila* sect. *Hylacoetes*, sect. *Adiantoideae* and sect. *Fuscoluteae* in the Neotropics with a preliminary subdivision of Neotropical Plagiochilaceae into nine lineages. Bryophytorum Bibliotheca, Band 58. Stuttgart. 184 p. + 58 pl.

Hovenkamp, P. 2005. Branch Support. Nationaal Herbarium Nederland, Leiden University. inédito.

Kamimura, M. 1961. A monograph of Japanese Frullaniaceae. J. Hattori Bot. Lab. 24:1-191

Konrat, M. J. von & J. E. Braggins. 2001. A taxonomic assessment of the initial branching appendages in the liverwort genus Frullania Raddi. Nova Hedwigia 72(3-4): 283-310

Kron, K. A. 1988. Taxonomic study of Venezuelan members of Frullania Raddi subg. Meteoriopsis Srpuce. J. Hattori Bot. Lab. 64:347-358

Magill, R. E. (ed.). 1990. Glossarium Polyglottum Bryologiae. A multilingual glossary for bryology. Monograph in Systematic Botany 33:1-297

Nixon, K. C. 2002. Winclada (beta) ver. 0.9. Publicado por el autor, Ithaca, New York.

Paton, J. A. 1999. The Liverwort Flora of the British Isles. Harley Books, Essex, England, 626 p.

Raddi, G. 1818. Jungermanniographia Etrusca. Mem. Soc. Ital. Sci. Modena 18:14-56

Reiner-Drehwald, M. E. 1999. Catalogue of the genus *Lejeunea* Lib. (Hepaticae) of Latin America. Bryophytorum Bibliotheca Band 54. Stuttgart.

Schuster, R. M. 1970. Studies on antipodal Hepaticae, III. *Jubulopsis* Schuster, *Neohattoria* Kamimura, and *Amphijubula* Schuster. J. Hattori Bot. Lab. 33:266-304

Schuster, R. M. 1992. The Hepaticae and Anthocerotae of North America, Vol. VI. Field Museum, Chicago.

Spruce, R. 1884. Hepaticae of the amazon and of the andes of Peru and Ecuador. Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh 15: i-xi, 1-308.

Spruce, R. 1890. Hepaticae Novae Americanae Tropicae. Bull. Soc. Bot. France. XI: 202.

Spruce, R. 1895. Hepaticae Elliottianae. J. of the Linnean Society, Botany 30:331-372.

Stotler, R. E. 1969. The genus *Frullania* subgenus *Frullania* in Latin America. Nova Hedwigia 18: 397-555.

Stephani, F. 1911. Species Hepaticarum, vol. 4. Geneve.

Stephani, F. 1924. Species Hepaticarum, vol. 6. Geneve.

Thiers, B. 1985. Branching in Lejeuneaceae III: Ptychantoideae. Nova Hedwigia 80: 31-61.

Uribe-M., J. 2002. Hepáticas. En: Linares, E. L. & J. Uribe-M. Libro rojo de las briofitas de Colombia.Instituto de Ciencias Naturales – Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá. Colombia. 170p.

Uribe-M., J. 2004a. Type studies on *Frullania* subgenus *Meteoriopsis* (Hepaticae). II. On *F. apollinarii* Steph. and *F. paranensis* Steph. Caldasia 26(1): 89-93.

Uribe-M., J. 2004b. Estudios en ejemplares tipo del género *Frullania*. III. Sobre *F. meridana* Steph. y *F. setigera* Steph. (Jubulaceae-Hepaticae). Trop. Bryol. 25: 29-34.

Uribe-M., J. 2004c. Type studies on *Frullania* subgenus *Meteoriopsis* (Hepaticae). IV. A new species from the Galapagos Islands. Cryptogamie, Bryologie 25(4): 297-301

Uribe-M., J. 2006. Type studies on *Frullania* subgenus *Meteoriopsis* (Hepaticae). V. *Frullania dulimensis* sp. nov. from Colombia. Cryptogamie, Bryologie 27(3): 309-312.

Uribe-M., J. & S. R. Gradstein. 1998. Catalogue of Hepaticae and Anthocerotae of Colombia. Bryophytorum Bibliotheca 53. J. Cramer, Berlin, Stuttgart

Uribe-M., J. & S. R. Gradstein. 2003. Type studies on *Frullania* subgenus *Meteoriopsis* (Hepaticae). I. The lectotypification of the genus *Frullania*, *F.* subgen. *Thyopsiella* and *F.* subgen. *Meteoriopsis*, and some species transferred from subgen. *Meteoriopsis* to subgen. *Thyopsiella*. Cryptogamie, Bryologie, 24 (3): 193-207

Vanden Berghen, C. 1976, Frullaniaceae (Hepaticae) africanae, Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 46:1-220

Verdoorn, F. 1930. Die Frullaniaceis VII. Die Frullaniaceae der indomalesischen Inseln. Ann. Bryol., Suppl. 1:1-187

Verdoorn, F. 1934. Die Frullaniaceis XV. Die Lejeuneaceae holostipae der Indomalaya unter Berück-Sichtigung sämlicher aus Asien, Australien, Neu-Seeland und Oceanien angeführten Arten. Ann. Bryol. Suppl. 4:40-192

Wiley, E. O., D. Siegel-Causey, D. R. Brooks & V. A. Funk. 1991. The Compleat Cladist. A Primer of Phylogenetic Procedures. University of Kansas

Wilson, R., S. R. Gradstein, J. Heinrichs, H. Groth. A. L. Ilkiu-Borges & F. A.Hartmann. 2004. Phylogeny of Lejeuneaceae: A cladistic analysis of chloroplast gene rbcL sequences and morphology with preliminary comments on the mitocohondrial *nad* 4-2 spacer region. En: Goffinet, B., V. Hollowell & R. Magill (eds.). Molecular systematics of Bryophytes. Monographs in Systematic Botany 98. Missouri Botanical Garden. 189-202

Yuzawa, Y. 1991. A monograph of subgen. *Chonanthelia* of gen. *Frullania* (Hepaticae) of the World. J. Hattori Bot. Lab. 70: 181-291.

Recibido: 15/05/2007
Aceptado: 01/05/2008

Anexo 1. Especies excluidas.

El estudio de todas las especies que han sido atribuidas al subgénero *Meteoriopsis* ha revelado que no todas pertenecen realmente a éste, por no presentar los caracteres diagnósticos: dos aurículas en la base de las hojas y hojas convolutas alrededor del tallo. Las especies que han sido transferidas a los subgéneros: *Chonanthelia, Diastaloba, Frullania, Fusiorielligerae* y *Thyopsiella* se citan a continuación.

Especies transferidas al subgénero *Chonanthelia*

Frullania paranensis Steph. Sp. Hepat. 4: 607. 1911. Tipo: Brasilia, Parana, Serrinha, 1904, leg. *P. Dusén 4395*, (holótipo, G). (Uribe, 2004a)

Especies transferidas al subgénero *Distaloba*

F. merrillana Steph. Sp. Hepat. 4: 613. 1911. Tipo: Philippines, Luzon
= ***F. tenuicaulis*** Mitt. Verdoorn, 1930
F. seriatifolia Steph., Hepat. Spec. Nov. 6:167. 1894. Tipo: Nova Guinea, Mt. Yule. Hb. Melbourne (G)
F. tenuicaulis Mitt.
En: Mitten, 1889, “”, Trans. Linn. Soc. London, Bot. 3:153-206
TIPO. China, Prov. Quantung, (NY)
F. yulensis Steph. Sp. Hepat. 4: 536. 1911. Tipo: New Guinea, Mt. Yule, 1890, (G!)
= ***F. seriatifolia*** Steph. (Hattori, 1973)

Especies transferidas al subgénero *Frullania*

F. capillaris Steph., Spec. Hepat. IV: 616. 1911. TIPO: Nova Caledonia (G)
F. grandiclava Steph. Sp. Hepat. 4: 676. 1911. TIPO: New Caledonia, *Le Rat* 1909. (G 20579).
= ***F. capillaris*** Steph., Verdoorn, 1930
F. macrostipula Steph.. Sp. Hepat. 4:611. 1911. Tipo: Java
= ***F. nigricaulis*** (Reinw., Bl. & Nees) Nees. (Hattori, 1974)
F. nigricaulis (Reinw., Bl. & N) Nees, Hepat. Java. S. 51. 1830.
(Hattori, 1974)
F. oblicua Steph. Sp. Hepat. 4:616. 1911. TIPO: Nova Guinea, Moroka (G)
= ***F. orientalis*** Sande-Lac. (Hattori, 1976)
F. sphaeroflora Steph., Sp. Hepat. 4:591. 1911. TIPO: Madagascar, leg. Betsileo (G)
= ***F. bullata*** Steph. (Vanden Berghen, 1976)

Especies transferidas al subgénero *Fusiorielligerae*

F. nietneri Steph. Sp. Hepat. 4:610. 1911. Tipo: Ceylan
= ***F. gaudichaudi*** Nees & Mont. (Hattori, 1973)

Frullania rechingeri Steph. Denkschr. Math.-Nat. Kl. Akad. Wien 81:298. 1908.
Tipo: Samoa, Upolu isle, Lanutoo, leg. *Rechinger 3057*, (holótipo, G)
= ***F. inmersa*** Steph.

Especies transferidas al subgénero *Thyopsiella*

Frullania aculeata Taylor, J. of Botany, London, 5:407. 1846. Tipo: Ecuador, Galápagos, 1835, *Darwin s.n.*, (lectótipo FH, isolectótipos BM, MANCH). (Uribe & Gradstein, 2003)
F. acuminata Steph., Sp. Hepat. 4: 606. 1911. Tipo: Peru. Tambo de la Chonta, 1876, leg. Wallis s.n., (holótipo G).
= ***F. aculeata*** Taylor. (Uribe & Gradstein, 2003)
F. angulata Mitt. J. Proc. Linn. Soc. [London], Bot. 7: 169. 1864. Tipo: Cameroun, leg. Mann (holótipo, NY; isótipo, G). (Vanden Berghen, 1976).
F. angulata var. ***laciniata*** Vanden Bergen. Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 46: 1-220. 1976. Tipo: Madagascar, s.l. Forsyth Mayor 526, (Holótipo, G). (Vanden Berghen, 1976).
F. apollinarii Steph. Sp. Hepat. 4: 602. 1911. Tipo: Colombia. Bogota, 1905, Apollinaire s. n. (Holótipo G). (Uribe, 2004a)
F. atrata (Sw.) Nees, in Gottsche, Lindenberg & Nees, Syn. Hepat.: 463. 1845. Tipo: Jamaica, *Swartz s.n.* (holótipo, S-B24877). (Uribe & Gradstein, 2003)
F. caracensis Steph., Sp. Hepat. 4:599. 1911. Tipo: Venezuela. Caracas, *A. Braun s.n.*, ex hb Hampe (G)
= ***F. brasiliensis*** Raddi. (Uribe & Gradstein, 2003)
F. crinoidea Spruce. En: Stephani, Sp. Hepat. 4: 604. 1911. Tipo: Peru, Mount Guayrapurina, leg. Spruce (holótipo G; isótipos, MANCH)
= ***F. atrata*** (Sw.) Nees. (Uribe & Gradstein, 2003)
F. effusa Steph. Sp. Hepat. 6: 548. 1924. Tipo: Mexico, 1913, *Arsén 8001* (holótipo, G)
= ***F. brasiliensis*** Raddi. (Uribe & Gradstein, 2003)
F. elliotii Steph. Hepaticarum Species Novae VI, Hedwigia 33: 153. 1894. Tipo: Madagascar, leg. Forsyth Mayor 526.
= ***F. angulata*** var. ***laciniata*** Vanden Berghen. (Vanden Berghen, 1976)
F. goebelliana Steph. Sp. Hepat. 6: 548. 1924. Tipo: Bolivia, Tablas, 3400 m., 1911, leg. Herzog 4569/a, (G)
= ***F. brasiliensis*** Raddi. (Uribe & Gradstein, 2003)
F. goetzeana Steph. Sp. Hepat. 4: 595. 1911. Tipo: Tanzania, Usafua, leg. *Goetze* (G).
= ***F. angulata*** Mitt.var. ***angulata***. (Vanden Berghen, 1976).
F. hasskarliana Lindenb. Syn. Hepat.: 453. 1845. Tipo: Java, leg. Hasskarl in Hb. Nees (G)
F. hastatistipula Steph. Sp. Hepat. 6: 549. 1929. Tipo: Bolivia, Abra de San Mateo, 3000 m., 1911, T. Herzog 3724, (G)

= ***F. brasiliensis*** Raddi. (Uribe & Gradstein, 2003).

F. involuta Hampe. En: Stephani. Sp. Hepat. 4:595. 1911. Tipo: Insulae Antillanae, Guiana Batava, leg. Husnot, (holótipo, G; isótipo, BM). (Uribe & Gradstein, 2003).

F. kizarensis Steph. Sp. Hepat. 4:594. 1911. Tipo: Tanzania, Usambara, Holst 2339 p.p. (holótipo, G)
= ***F. angulata*** Mitt. var. ***angulata.*** (Vanden Berghen, 1976).

F. lechleri Steph., Hepat. Spec. Nov. VI, Hedwigia 33:137-169. 1894. TIPO: Peru, Tatanara, leg. Lechler (MANCH)
= ***F. atrata*** (Sw.) Nees. (Uribe & Gradstein, 2003).

F. leiboldiana Steph. Sp. Hepat. 4:609. 1911. TIPO: México, s.d., Leibold s.n., ex hb Rabenhorst, (G)
= ***F. atrata*** (Sw.) Nees. (Uribe & Gradstein, 2003).

F. liebmaniana Lindenb & Gott. Syn. Hepat.:784. 1844. TIPO: México, Mirador, leg. Liebman (W)
= ***F. atrata*** (Sw.) Nees. (Uribe & Gradstein, 2003).

F. lindeniana Steph. Sp. Hepat. 4:603. 1911. TIPO: Cuba, s.d., Linden 2310, hb L-939, (G)
= ***F. atrata*** (Sw.) Nees. (Uribe & Gradstein, 2003).

F. longistipula Steph. En: Renauld & Cardot., Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 30: 199. 1891. TIPO: Madagascar, leg. Cambué 162 (G). (Vanden Berghen, 1976.

F. macgregorii Steph. Hepaticarum species novae VI. Hedwigia 33: 137-169. 1894
Tipo: Nova Guinea, 1889, leg. *Sir W. M. Mcgregor*, (holótipo, G)

F. mirabilis Jack & Steph. Hedwigia 31:11-27, pl. i-iv. 1892. Tipo: Peru, Tambo de la Chonta, Mt. Rosa, 1876, leg. *G. Wallis 106*, (G 15421). (Hattori, 1973)

F. newtoni Steph. Sp. Hepat. 4: 592. 1911. TIPO: Insula Fernando Po, *Newton s.n.* (Holótipo, G)
= ***F. angulata*** Mitt. var. ***angulata.*** (Vanden Berghen, 1976).

F. papillata Steph. Sp. Hepat. 4:615. 1911. Tipo: Nova Guinea, Mount Dayman. s.c. s.n. (holótipo, G)

F. pendula Mitten, Linn. Soc. 5:122. 1861. Tipo: Ceylan, s.d., *Gardner 134*, (holótipo G)
= ***F. ternatensis*** Gottsche. (Verdoorn, 1930).

F. pendulostyla Steph. Sp. Hepat. 6:547. 1924. Tipo: Ecuador, Gualaquiza Oriente, leg. *Allioni s.n.* (G 13655)
= ***F. mirabilis*** Jack & Steph. (Hattori, 1973).

F. sachapatensis Steph., Sp. Hepat. 4:598. 1911. Tipo: Perú, Sachapata, s.d., leg. *Lechler s.n.,* (G s.n.)
= ***F. mirabilis*** Jack & Steph. (Hattori, 1973).

F. schusterana Hattori. J. Hattori Bot. Lab. 36: 411. 1972. Tipo: New Guinea, Wau dictrict, leg. *Schuster 67-6310* (holótipo, NICH; isótipos, JE, MASS)

F. subatrata Steph., Sp. Hepat. 4: 592. 1911. Tipo: Africa, Saint Thomas, *Moller, s.n*. (G s.n.)
= ***F. angulata*** Mitt. var. ***angulata***. (Vanden Berghen, 1976).

F. subaculeata Spruce, Bull. Soc. Bot. France 36:202. 1889. Tipo: Peru, *Lechler 2550*, (holótipo MANCH 17176)
= ***F. atrata*** (Sw.) Nees. (Uribe & Gradstein, 2003).

F. tenuis Hampe es Lehm. En : Lehmann, Nov. Stirp. Pug. 7: 13. 1838. Tipo: Ecuador, Loja, sin colector, ex hb. Hampe (isótipo, BM6643343)
= ***F. brasiliensis*** Raddi. (Uribe & Gradstein, 2003)

F. ternatensis Gottsche. Syn. Hepat. : 465. 1844. Tipo : Java, leg. Hasskarl in Hb. Nees (G s.n.)

F. trichomorpha Beauverd. En: Stephani, , Sp. Hepat. 6:547. 1924. Tipo: Bolivia, Comarapa, 2600 m., 1911, leg. *Herzog 3967*, (G 13669)
= ***F. brasiliensis*** Raddi. (Uribe & Gradstein, 2003).

F. turbata Steph., Sp. Hepat. 4: 597. 1911. Tipo: Brasilia, 1910, leg. *P. Dusén 8461*, (holótipo, G 20625)
= ***F. atrata*** (Sw.) Nees. (Gradstein & Pinheiro da Silva, 2003; Uribe & Gradstein, 2003).

F. uleana Steph., Hedwigia 33: 137-169. 1894. Tipo: Brasilia, Joinville, 1883, leg. *Ule 142*, (G 20626)
= ***F. involuta*** Hampe. (Uribe & Gradstein, 2003).

F. varia Gottsche, Abhandl. Naturwiss. Ver. Bremen 7: 363. 1882. Tipo: Madgascar, *Rutenberg s.n*., (holótipo, G s.n.)
= ***F. angulata*** Mitt. var. ***angulata.*** (Vanden Berghen, 1976).

F. villosa Steph., Sp. Hepat. 4:608. 1911. Tipo: Ecuador, *Mathan s.n.* (holótipo G20627)
= ***F. apollinari*** Steph. (Uribe, 2004a).

Anexo 2. Tipos no disponibles.

F. capillaris Steph. Sp. Hepat. 4: 616. 1911. Tipo: Nova Caledonia (G)

F. cordeana Lindenb. Syn. Hepat. :463. 1844. Tipo: In cortice Chinae flavae, leg. Corda, sub *Frullania atrata*, in hb Nees

F. madens Steph., Spec. Hepat. 6: 553. 1924. Tipo: Nova Guinea, leg. Lederman (G)

F. orientalis Sande-Lac., Synopsis Hepaticarum Javanicarum. Verh. Kon. Akad. Wet., 5: 1-112, pl. 1-22. 1857. Tipo: Java, Teysm. In Hb. Dz. Et Mb.

F. osculatiana De Not., Jungermanniearum Americanarum pugillus, Mem. Acad. Torino 2(16):211- 238. 1855. Tipo: Flumen Napo, leg. Osculati. Probablemente sea un sinónimo de *F. peruviana*, con base en el examen de varios ejmplares históricos.

F. repanda Gottsche. En: Triana & Planchon, Prodromus Florae Novo-Granatensis, Ann. Sci. Nat. Bot. 1: 95-198. 1864. Tipo: Colombia, Tequendama, Fusagasuganis, leg. *Triana s.n.* (Hb. 2).

F. schiffneri Verd., De Frullaniaceis IV. Ann. Bryol. II: 150. 1929. Tipo: Sumatra, leg. Schiffner 2394, 2395

F. vaginata (Sw.) Dumort. En: Swartz, Amoenitates acad. Ed. II (schreberi) vol. X, App. S. 115 (sub J. vaginata). 1781

F. vethii Sande-Lac. En: Midden Sumatra, Reizen en Onderzoekingen der Sumatra-Expeditie, 4(2), Flora: 44. 1884. Tipo: Sumatra, leg. C. Sande-Lacoste

Anexo 3. Lista de ejemplares examinados.

Aerst. s. n. (1)
Aguirre & al. 1510(5)
Allen 11035(1), 11563(5), 11589(5), 11590(5), 12269(5), 12527(1), 12539(1), 12754(5), 13853(1), 13887(6), 13907(1), 13938(1), 14234(5)
Apollinaire s. n. (1)
Ariste-Joseph, Bro. s. n.(5)
Arsène Bro. s. n.(5)
Balazs 12B(2)
Bhat M-00057(6)
Brako 4371(4)
Breedlove 71410(1)
Buck 10242(1)
Campos 194(4), 197(4)
Capra 273(1)
Chaverri & al. 1019(5), 1567(5)
Churchill & al. 1573(5), 13010(5), 21219(1), 21964(1)
Cleef 195a(5), 195b(1), 213(5), 1071(1), 1222(1), 1994(5), 1998b(1), 2286(1), 2616(1), 2793(1), 2795d(1), 2991(5), 3102(1), 3126(1), 4045b(5)
Cleef & al. 228b(5)
Cuatrecasas 397-B(5)
Dauphin & al. 1546(1)
Drehwald 994101(6)
Drehwald et al. 990122(5), 990126(5)
Düll 29A(1), 50(1)
Dumont & al. 1109(1)
Esquivel 3422(3)
Fagerlind & al. 2881(5)
Florschütz 3607(5), 3609(5), 3764(5), 3846(5), 3846a(1), 3867(1)
Funcke 578(5)
García-Barriga & al. 13612(5), 19760(1)
Gómez 25360(1)
Gradstein 6774(5), 8678(5), 9437(1), 9462(1)
Gradstein & al. H55(5), H98(2), H149(2), H248(2), H205(5), H236(5), H249(5)
Gradstein & al. 3373(1), 3377(5), 6665(5), 6716(5), 6731(5), 6862(5).
Griffin III & al. A 26(1), 203(1), 375(4), PV-766(1), PV-1255(5)
Grubb & al. B. 119(1)
Hammen & al. 2429(1)
Held & al. HH51(1), HH88(5)
Ingram & al. 1367(5), 1485(1)
Jameson s. n. BM728441(5), BM728449(5), BM728431(5), BM728432(5), BM728444(5), BM728445(5), BM728446(5);
Kappelle MK650(1)
Killip 12095(5);
King & al. C-914(5), C-990(5), C-1021(1)
Lechler s. n. BM728450(5)
Leib. s. n. BM728451(5)
Lewis 86-1343(5), 85-1699(1)
Linares & al. 1375(5)
Maxon 229(1), 399(1), 472(1), 2871(1)
Mills & al. s. n. (5)
Nelly & al. 10962(1)
Ramírez & al. 5783(5), 6892(5), 9098(5)
Ramírez 1709(5), 2402(1), 4146(5), 4748(5), 5030(5)
Reenen 831(5)
Reenen & al. 246(5), 305(5), 865(1)
Ríos 046(5)
Sin colector BM728433(5)
Sin colector BM728436(5)
Sin colector BM728439(5)
Sin colector BM728442(5)
Sin colector BM728443(5)
Sin colector BM728447(5)
Sipman & al. 10462(5)
Sipman 11681(5), 11682(5), 11685(5), 11686(5), 11689(5), 11691(5).
Spruce s. n. BM728434(5); BM728448(5)
Standley & al. 47890(1)
Standley & Valerio 50434(1)
Standley 36318, 38008(1)
Steere 26918(5), s. n. (1)
Stevens 13956(1)
Stewart 3395(2);
Steyermark & al. 110245(5), 127771(5), 128363(1)
Taylor TT 61(2)
Tonduz 15537(1)
Troll 85a(5), 101(5), 2094(5)
Türkheim 412(1), 5410(5), 6075(1)
Weber B-13524(5)
Weberbauer 27 (7)
Werff & al. 5992(5)
Werff 1482(5), 1541(5), 1542(5), 1553(5), 1613(5), 1615(5), 1616(5), 1706(5), 1760(5), 1761(5), 1763(5), 1764(6), 1772(5), 1950(5), 2004(1), 2019(5), 2093(5), 2191(5), 2299(6), 2361(5), 2363(5), 2372(5), 2373b(5).
Williams 2191(5)
Wolf 4(5), 15(1), 744(5).
Zanten & al. 112(1)

Anexo 4. Tablas de caracteres.

Caracteres utilizados en al análisis filogenético del género *Frullania*, utilizando todos los subgéneros.

0. Relación largo/ancho de las hojas
0. Más largas que anchas
1. Tan largas como anchas

1. Ápice de las hojas
0. agudo
1. obtuso

2. Línea de inserción de las hojas
Se refiere a la forma que presenta la línea de inserción en una hoja luego que ha sido arrancada, esta línea puede ser curva o recta.
0. recta
1. curva

3. Inserción de la hoja
Se refiere a la línea de inserción con respecto al tallo
0. transversal

1. oblicua
2. longitudinal

4. Base de las hojas

Se considera un caracter muy importante, por cuanto el subgénero *Meteoriopsis*.

0. sin aurículas
1. con 1 aurícula, generalmente la dorsal
2. con 2 aurículas

5. Células apicales de las hojas

0. alargadas
1. isodiamétricas

6. Células mediales de las hojas

0. alargadas
1. isodiamétricas

7. Células basales de las hojas

0. sin ocelos
1. con ocelos

8. Forma de los anfigastros

0. oblongo-elípticos
1. ovados
2. reniformes

9. Posición de los anfigastros

0. distantes
1. contiguos
*. distantes y contiguos

10. Segmentos de los anfigastros

0. agudos
1. obtusos
*. agudos y obtusos

11. Grado de bifidez de los anfigastros

0. < 1/4
1. > 1/4

12. Relación largo/ancho de los anfigastros

0. más largos que anchos
1. más anchos que largos
2. tan largos como anchos

13. Margen de los anfigastros

0. plano
1. recurvado

14. Dientes laterales en los anfigastros

0. ausentes
1. presentes

15. Aurículas en los anfigastros

0. ausentes
1. presentes

16. Ápice del primer anfigastro

0. agudo
1. obtuso

17. Posición del primer anfigastro

0. sobre el tallo principal
1. sobre tallo y rama

18. Primera hoja de las ramas

0. 1 lóbulo sacciforme
1. 2 lóbulos sacciformes

19. Forma de los lóbulos

0. clavado-cilíndricos
1. galeado
2. yelmo

20. Porción plana del lóbulo

0. ausente
1. quillada
2. libre

21. Ubicación del lóbulo con el tallo

0. contiguos
1. distantes

22. Posición con respecto al tallo

0. paralelo
1. inclinado

23. Dirección de la boca del lóbulo

0. hacia la base de la planta
1. hacia el ápice de la planta

24. Relación largo/ancho de los lóbulos

0. más largos que anchos
1. tan largos como anchos

25. Superficie de los lóbulos

0. lisa
1. mamilosa

26. Forma del estilo

0. ausente
1. filiforme
2. laminar

27. Series de brácteas del androecio

0. < 4
1. > 4

28. Forma de la cabezuela del androecio

0. esférica
1. oblonga

29. Forma del ginoecio

0. cabezuela
1. espiga

30. Margen de las brácteas del ginoecio

0. dentadas
1. enteras

31. Posición del ginoecio

0. lateral
1. terminal

32. Quillas del perianto

0. ausentes
2. presentes

33. Forma del perianto

0. obovado
1. esférico
2. piriforme

34. Superficie del perianto

0. lisa
1. tuberculada
2. mamilosa

35. Posición del perianto

0. exerto
1. inserto

36. Hojas convolutas alrededor del tallo

0. ausentes
1. presentes

Anexo 5. Matriz de datos del análisis de los subgéneros de *Frullania*.

Caracteres	**0**	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**	**20**	**21**	**22**	**23**	**24**	**25**	**26**	**27**	**28**	**29**	**30**	**31**	**32**	**33**	**34**	**35**	**36**
J. blepharophylla	0	0	0	2	0	1	1	0	1	1	0	1	2	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	2	0	0	0
J. pensylvannica	0	0	0	2	0	0	0	0	1	*	0	1	2	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	2	0	0	0
J. bogotensis	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	2	0	0	0
F. atrata	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	*	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	0	1	1	1	2	0	0	0
F. brasiliensis	0	0	0	0	1	0	0	0	1	*	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0
F. intumecens	0	0	0	0	1	0	0	0	1	*	*	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	1	0	1	1	0	0	0	0
F. apiculata	0	1	1	0	0	1	0	1	1	*	0	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	2	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0
F. caulisequa	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0	0	1	1	1	2	0	0	0
F. nodulosa	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	*	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0
F. intermedia	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	2	0	0	0
F. ericoides	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	0	1	0	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0
F. eboracensis	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0
F. riojaneirensis	1	1	0	1	1	1	1	0	2	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	2	0	0	0
F. neurota	0	1	1	1	1	1	1	0	1	*	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	2	0	0	0
F. dusenii	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	2	0	0	1	?	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0
F. sublignosa	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	?	1	1	2	2	0	1	0	0	1	1	1	1	0	?	0	1	0	0	0	0
F. calcarata	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	?	1	?	2	2	1	1	0	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
F. gaudichaudi	0	1	1	1	1	1	1	0	2	1	*	0	1	0	1	0	1	0	1	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0
F. hedranta	0	1	0	1	1	0	1	0	2	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	1	?	?	0	1	0	1	0	0	0	0
F. rostrata	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0
F. perminuta	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	?	0	0	1	1	0	0	1	2	?	?	0	1	1	1	2	0	0	0
F. errans	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	2	?	?	?	1	1	1	2	1	0	0
F. mizutani	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	2	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	2	0	0	0
F. orientales	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	2	1	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	1	?	?	0	1	0	1	0	1	0	0
F. elephantum	1	1	0	1	0	0	1	1	1	*	*	0	2	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
F. diversitexta	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	2	1	0	0
F. mamilossa	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	2	0	0	1	0	1	0	2	2	0	0
F. spruceana	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	2	0	0	0	0	1	?	0	0	1	1	0	0	1	2	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0
F. parhami	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	?	2	1	1	?	?	?	?	?	?	?	0
F. herzogii	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	2	0	0	?	?	?	?	?	?	?	0
F. clemensiae	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	2	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	2	?	?	1	0	0	0	0	0	1	0
F. peruviana	0	0	0	0	2	0	0	0	0	*	*	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
F. weberbauerii	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	?	1	?	?	?	?	?	1
F. phalangiflora	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	0	0	0	0	1	0	1	1
F. darwinii	0	0	0	0	2	0	1	0	1	*	*	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1
F.convoluta	0	1	0	0	2	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1
F. grandifolia	0	1	0	0	2	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1
F. dulimensis	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	1